N° D'ORDRE : 458

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

par

Bernard LUGARDON

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA MORPHOGENESE ET DE LA STRUCTURE DES PAROIS SPORALES CHEZ LES FILICINEES ISOSPOREES

(Observations réalisées en microscopie électronique)

Soutenue le 21 Décembre 1971 devant la Commission d'Examen

MM. C. LEREDDE — Président

R. BUVAT - Professeur
Membre de l'Académie des Sciences

C. HAMANT

Mme M. VAN CAMPO
Directeur de Recherches au C.N.R.S.

— Examinateurs

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543906_0015

N° D'ORDRE : 458

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES

par

Bernard LUGARDON

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE LA MORPHOGENESE ET DE LA STRUCTURE DES PAROIS SPORALES CHEZ LES FILICINEES ISOSPOREES

(Observations réalisées en microscopie électronique)

Soutenue le 21 Décembre 1971 devant la Commission d'Examen

MM. C. LEREDDE — Président

R. BUVAT - Professeur
Membre de l'Académie des Sciences

C. HAMANT

Mme M. VAN CAMPO
Directeur de Recherches au C.N.R.S.

— Examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE

TABLEAU DU PERSONNEL

SCIENCES

DIRECTION DE L'UNIVERSITE

M. LARENG	Président de l'Université
M. MATHIS	1er Vice-Président
M. MARTIN	2ème Vice-Président

HONORARIAT

M. BLAIZOT	Doyen honoraire
M. CAPDECOMME	Doyen honoraire, Recteur honoraire
M. DELTHEIL	Doyen honoraire, Recteur honoraire, Professeur honoraire
M. GAUSSEN	Professeur honoraire, Correspondant de l'Institut
M. JACQUES	Professeur honoraire
M. MASDUPUY	Professeur honoraire
M. MIGNONAC	Professeur honoraire
M. DUPOUY	Membre de l'Institut, Doyen honoraire, Directeur Général honoraire du C.N.R.S., Professeur honoraire
M. DURAND	Doyen honoraire
M. MATHIS	Doyen honoraire
M. MORQUER	Professeur honoraire, Correspondant de l'Institut
M. SECONDAT	Professeur honoraire
M. TEISSIE-SOLIER	Professeur honoraire
M. VANDEL	Professeur honoraire, Membre de l'Institut

PROFESSEURS

M. ESCANDE	Mécanique des Fluides, Membre de l'Institut
M. CASTERAS	Géologie, Correspondant de l'Institut
M. BEDOS	Chimie
M. CAPDECOMME	Minéralogie
M. NOUVEL	Biologie Générale
M. GALLAIS	Chimie, Correspondant de l'Institut
M. DURAND	Physique
M. FERT	Physique
M. DIEHL	Agronomie
M. LESBRE	Chimie Organique
M. BRUNEL	Physiologie Végétale
M. HURON	Mathématiques Appliquées
M. MARGULIS	Pédologie
M. TRICHE	Chimie Analytique et Spectrographie
M. LEDOUX	Zoologie Appliquée
M. RIVALS	Agriculture
M. PERRIER	Physique
M. MATHIS	Chimie
M. ORLIAC	Géochimie et Minéralogie
M. LAFOURCADE	Physique
M. ANGELIER	Zoologie
Mlle de FERRE	Botanique
M. FARRAN	Minéralogie et Géotechnique
M. LAUDET	Physique Théorique et Calcul Numérique
M. SERFATY	Biologie Animale
M. NOUGARO	Hydraulique Générale et Appliquée
M. LAGASSE	Electrotechnique
M. GARDY	Génie Chimique
M. BLANC	Physique Nucléaire
M. BIREBENT	Electronique Appliquée
M. VOIGT	Chimie Minérale
M. LEREDDE	Botanique
M. LELUBRE	Géologie
M. TROCHAIN	Botanique
M. LALAGUE	Mathématiques Générales
M. BOUIGUE	Astronomie
M. COUCHET	Physique
M. LEJEUNE	Chimie
M. LASCOMBES	Botanique
M. ASSELINEAU	Chimie Biologique
M. MAURET	Chimie Systématique
M. AGID	Physiologie
M. MONTANT	Cryptogamie
M. GAUTIER	Physique
M. CRUMEYROLLE	Mathématiques
M. GOURINARD	Géologie
M. PULOU	Minéralogie
M. CAMBOU	Physique Spatiale
M. MIQUEL	Chimie
M. LACOSTE	Electrotechnique
M. THIBAULT	Mécanique Rationnelle et Appliquée
M. MONTEL	Chimie Physique et Electrochimie
M. MASCART	Mathématiques
M. MEDIONI	Psychophysiologie
M. THIRRIOT	Hydrodynamique E N S E I H T
M. BRENON	Géologie
M. LAFON	Calcul Différentiel et Intégral
M. RAYNAUD P	Physiologie Animale
M. ZALTA	Chimie Biologique
M. SEVELY	Electrotechnique
M. POMMIEZ	Mathématiques
M. REY	Biologie Végétale
M. COULOMB	Physique
M. TRINQUIER	Physique
M. MARONI	Chimie
M. BEETSCHEN	Biologie Générale
M. GRUAT	Mécanique des Fluides (Hydraulique)
M. DERACHE	Physiologie Animale

PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. HAMANT	Botanique
Mme BRUNEL	Physiologie Végétale
Mlle BERDUCOU	Physiologie Végétale
M. PICCA	Physique
M. MERIC	Mathématiques Appliquées
Mme LECAL	Zoologie
M. BUGAREL	Génie Chimique
M. JEANNIN	Chimie Minérale
M. BERTRAND	Chimie
M. SATGE	Chimie Organique
M. DESQ	Mathématiques
M. MAHENC	Chimie
M. LATTES	Chimie
M. ROCARD	Electronique

M. MIROUSE	Géologie
M. PILOD	Physique
M. LARROQUE	Physique
M. BARRANS	Chimie
Mme LAFON	Mathématiques
Mlle LAPEYRE	Mathématiques - Informatique
M. DAT	Mécanique des Fluides
M. TRUCHASSON	Mécanique
M. PESCIA	Physique
M. HOFFMANN	Electronique
M. SOUQUET	Géologie
M. SCHNEIDER	Biologie Cellulaire

M. BLANCHARD	Mathématiques
M. BITSCH	Zoologie
M. FONTAN	Physique Nucléaire
M. CAUSSINUS	Mathématiques Appliquées
M. MARTY	Physique Industrielle
M. BAUDRAS	Chimie Biologique
M. DURAND Ph.	Physique
M. LEFEUVRE	Electronique E.N.S.E.I.H.T
M. SAPORTE	Physique
M. ATTEIA	Mathématiques
M. IMBERT	Psychophysiologie
M. ANGELINO	Génie Chimique
M. BEAUFILS	Informatique
M. MATHEAU	Electronique (E.N.S.E.E.I.H.T.)
M. COTTU	Génie Mécanique
M. ROUTIE	Génie Chimique
M. REME	Mesures Physiques
M. MARAL	Physique
M. BERTHELEMY	Zoologie

M. DEGEILH	Physique
M. FALLOT	Biologie Végétale (Viticulture et Arboriculture)
M. POILBLANC	Chimie
M. TOUZE	Physiologie Végétale
M. FRASNAY	Mathématiques
M. CASSAGNAU	Zoologie
M. GUERIN	Mathématiques
M. SICARD	Biologie génétique
M. de LOTH	Chimie Physique
M. ENJALBERT	Chimie
M. MARTIN J.C.	Génie Electrique

MAITRES DE CONFERENCES

M. THENOZ	Génie Civil
M. DABOSI	E.N.S.C.
M. CALVET	Mécanique des Fluides (E N S E I H T)
M. PAGANI	Physique
M. CUPPENS	Mathématiques
M. PERENNOU	Informatique
M. REY	Génie Electrique
M. MATHIEU	Chimie Analytique
M. TRANNOY	Physique (E N S E I H T)
M. CASTAGNETTO	Mathématiques (E N S E I H T)
M. CASTAN	Informatique
M. GILOT	Génie Chimique (Institut du Génie Chimique)
M. CALMON	Techniques Agricoles
Mlle BARBANCE	Mathématiques
M. VERDIER	Physique
M. GILLY	Génie Mécanique
M. VEDRENNE	Mesures Physiques
M. HURAUX	Physique

MAITRE DE CONFERENCES ASSOCIE

M. PUN

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

M. MAUSS	Mécanique
M. PRADINES	Mathématiques
M. BARTHET	Mathématiques

M. NGUYEN THANH VAN	Mathématiques
M. BANCEL	Mathématiques
M. TERJANIAN	Mathématiques

PERSONNEL DE L'UNIVERSITE AFFECTE A L'INSTITUT NATIONAL DES SCIENCES APPLIQUEES DE TOULOUSE

PROFESSEURS

M. ROQUES	Chimie Industrielle
M. GRATELOUP	Génie Electrique
M. CASSIGNOL	Génie Electrique
M. CARRARA	Physique
M. FAGET	Physique
M. SCHUTTLER	Physique
M. LETURCQ	Génie Electrique
M. BROUSSEAU	Physique
M. PRINEAU	Secrétaire Général de l'Université

M. MASO	Génie Civil
M. MIRA	Génie Electrique

PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. COLLETTE	Physique

MAITRES DE CONFERENCES

M. SIRIEYS	Génie Civil
M. DURAND G.	Chimie

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

M. LACAZE	Mathématiques

ADMINISTRATION

Liste arrêtée le 3 Mai 1972

AVANT-PROPOS

M. le Professeur Gaussen ne prévoyait sans doute pas l'orientation que devaient prendre mes recherches lorsqu'il m'a dirigé vers l'étude des spores des Ptéridophytes. Dans son esprit, je devais inventorier les caractères de l'ensemble des spores actuelles et fossiles connues et, partant de ces critères, dresser un de ces vastes tableaux synthétiques dont il a le génie.

Il m'a permis d'avoir accès au Laboratoire de Palynologie du Museum, où j'ai pu me familiariser avec les techniques de préparation et d'observation des parois sporales. Les longues séances d'étude que Madame Van Campo, Directeur du Laboratoire, a bien voulu me consacrer en dépit de ses nombreuses occupations m'ont appris énormément de choses sur les spores et la Palynologie ; mais elles ont également mis en lumière le fait que l'on ne possédait en réalité aucune notion valable sur la structure des parois sporales.

J'ai donc abandonné, momentanément du moins, la synthèse pour l'analyse, et, reprenant le problème "à la base", j'ai cherché à percer le secret des structures sporales par le biais de l'étude de la sporogenèse.

Au cours des premières recherches entreprises en microscopie photonique, j'ai pu bénéficier des conseils bienveillants et de l'expérience de M. le Professeur Hamant en matière de Cytologie végétale. J'ai eu également la grande chance de faire plusieurs séjours au Département de Cytologie et de Botanique de l'Institut Carnoy de Louvain : si j'ai appris beaucoup de choses sur le plan technique et sur le plan scientifique dans ce Laboratoire, j'ai en outre trouvé auprès de ses chercheurs, de son Sous-directeur M. le Professeur Waterkeyn et de son Directeur, M. le Professeur Martens, un accueil que je n'oublierai certainement pas.

Ces travaux ayant révélé l'existence d'éléments membranaires bien définis mais non visibles dans les conditions normales d'observation en raison de leurs trop faibles dimensions, j'ai cherché à exploiter les hautes performances du microscope électronique. Sous la houlette à la fois efficace et libérale de M. le Professeur Leredde, j'ai pu, grâce à l'extrême obligeance de M. le Directeur Général Dupouy, de M. le Professeur Lafourcade et de Madame Lecal, avoir accès à plusieurs de ces instruments et voir enfin la structure des parois sporales. Par la suite, j'ai disposé d'un microscope électronique au Laboratoire de Biologie Végétale de Toulouse (Professeur Leredde, C.E.A.R.N.) ; mes recherches ont alors progressé rapidement, et ce d'autant plus que M. le Professeur Buvat à bien voulu me recevoir à plusieurs reprises au Laboratoire de Cytologie Végétale de Marseille et me faire bénéficier de ses conseils éminemment éclairés.

C'est pour moi un agréable devoir de remercier tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, m'ont apporté aide et encouragements au cours de ces travaux.

Je voudrais tout d'abord exprimer ma profonde et fidèle gratitude à M. le Professeur Gaussen qui fut pour moi un maître es Botanique hors de pair et un directeur de recherches averti et compréhensif. Je désire vivement qu'il sache que, en dépit des apparences, je n'ai pas perdu de vue le problème qu'il m'avait proposé : j'ai seulement voulu rechercher les critères phylogéniques valables qui me faisaient défaut. Cette étude a permis de mettre en évidence l'existence de tels critères, et je suis persuadé que, comme le Professeur Gaussen le pressentait, les spores fourniront -lorsque leur structure sera suffisamment connue- de précieux renseignements sur la phylogénie des Ptéridophytes.

Je voudrais également dire toute ma reconnaissance à M. le Professeur Buvat qui, malgré ses multiples charges et bien que mes travaux se situent quelque peu en marge de ses préoccupations, a bien voulu non seulement m'aider par ses conseils et ses critiques constructives, mais encore examiner cet ouvrage et me faire le très grand honneur de faire partie de la Commission chargée de le juger.

A M. le Professeur Hamant, je dois de nombreuses notions de Cytologie végétale. J'ai de plus toujours trouvé auprès de lui un accueil plein d'amitié, amitié qui se manifeste encore dans le fait d'avoir bien voulu m'honorer en participant au Jury de cette thèse. Je le prie de trouver ici l'expression de mes vifs et très sincères remerciements.

M. le Professeur Martens est sans doute pour moi un maître à penser plus encore qu'un "maître à chercher". J'ai eu l'honneur et le bonheur d'avoir avec lui de longues conversations. Qu'ils traitent de thèmes scientifiques ou de sujets apparemment anodins, qu'ils aient lieu à son Laboratoire, au long des rues de Louvain ou dans sa demeure, les entretiens avec le Professeur Martens sont de ceux qui enrichissent et qui marquent d'une empreinte indélébile. Je ne saurais laisser passer cette occasion de lui témoigner mon admiration, ma reconnaissance et ma respectueuse affection.

Toute ma gratitude va à Madame Van Campo, Directeur de Recherches au C.N.R.S., qui m'a prodigué conseils et encouragements au cours de ces années de travail. Je lui suis en outre infiniment reconnaissant d'avoir bien voulu examiner, critiquer et finalement juger ce mémoire de thèse.

Ma profonde et affectueuse reconnaissance est acquise à M. le Professeur Leredde, auprès de qui j'ai toujours trouvé l'appui moral et l'aide matérielle nécessaires à la poursuite de mes recherches. Les nombreuses discussions au cours desquelles il a, avec beaucoup de patience et de clairvoyance, pesé mes observations et jugé mes conclusions m'ont été extrêmement profitables.

Enfin, je tiens à remercier très vivement tous les Botanistes Palynologues, Cytologistes, chercheurs ou techniciens, de Toulouse, Paris, Montpellier, Louvain et Marseille qui ne m'ont ménagé ni leur temps ni l'aide de leur expérience. Mes remerciements vont en outre à tous les membres du Laboratoire de Biologie Végétale, et particulièrement à M. Vignères, Aide de laboratoire spécialisé, dont l'efficace et quotidienne collaboration ne s'est jamais démentie.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

CHAPITRE I. GENERALITES 3

Matériel et techniques 3
A- Matériel 3
B- Techniques 4
C- Commentaires techniques 6

Connaissances actuelles sur les parois sporales des Filicinées isosporées 12
A- Etudes fondamentales 12
B- Travaux modernes (microscopie photonique) 15
C- Observations en microscopie électronique 17
D- Recherches personnelles 18

Terminologie 18
A- La périspore 19
B- L'exospore 21
C- L'endospore et la pseudo-endospore 22

Plan d'étude 23
A- Classification des Filicinées actuelles 23
B- Choix des exemples étudiés 24
C- Ordonnance de l'exposé 24

Indications concernant le Glossaire et les Illustrations . 25

CHAPITRE II. ETUDE DES PAROIS DES SPORES D'OPHIOGLOSSALES ET DE MARATTIALES (FILICINEES EUSPORANGIEES) 28

Formation des parois de la spore d'*Ophioglossum vulgatum* L. 29
A- La tétrade, entre la fin de la cytocinèse de la cellule-mère et l'apparition des premiers éléments de l'exospore 29
B- Apparition de la crête cytoplasmique triradiée ; premiers éléments de la future exospore 32
C- Mise en place du pli proximal ; organisation et consolidation de l'infrastructure feuilletée de l'exospore. 37
D- Dernières étapes de la morphogenèse de l'exospore. . 47
E- Formation de la périspore 51
F- Formation de la pseudo-endospore 52

Structure des parois de la spore mûre d'*Ophioglossum vulgatum* 53
A- L'exospore 53
B- La périspore 59
C- La pseudo-endospore 60

Structure des parois des spores mûres de quelques autres espèces de Filicinées eusporangiées 60

CHAPITRE III. ETUDE DES PAROIS DE SPORES D'OSMUNDALES 66

Formation des parois de la spore d'*Osmunda regalis* L. . . 67
A- Les tétrades entre la fin de la cytocinèse des cellules-mères et l'apparition des premiers éléments de l'exospore 67
B- Apparition de la crête cytoplasmique proximale ; ébauche de l'infrastructure feuilletée de la future exospore 69
C- Le pli proximal et l'infrastructure feuilletée définitive de l'exospore 74
D- Consolidation de la couche alvéolée de l'exospore. . 79
E- Dernières étapes de la morphogenèse de l'exospore. . 82
F- Formation de la périspore 86
G- Formation de la pseudo-endospore 88

Structure des parois de la spore mûre d'*Osmunda regalis* . 89
A- L'exospore 89
B- La périspore 97
C- La pseudo-endospore et l'endospore 99

Structure des parois sporales mûres d'autres espèces d'Osmundales 101

CHAPITRE IV. ETUDE DES PAROIS DE SPORES DE FILICALES (FILICINEES LEPTOSPORANGIEES ISOSPOREES) 104

Formation des parois de la spore de *Blechnum spicant* (L.) Roth. 105
A- Les tétrades après la fin de la cytocinèse des cellules-mères 106
B- Formation de la crête cytoplasmique proximale, avant l'apparition des premiers éléments de l'exospore 109
C- Mise en place du pli proximal ; formation de la couche interne de l'exospore 111
D- Formation de la couche externe de l'exospore 118
E- Formation de la périspore 125
F- La pseudo-endospore 129

Structure des parois de la spore mûre de *Blechnum spicant* 130
A- L'exospore 130
B- La périspore 135
C- La pseudo-endospore et l'endospore 140

Structure des parois sporales chez les espèces appartenant à diverses familles des Filicinées leptosporangiées 141

CHAPITRE V. PHENOMENES CONCOMITANTS DE LA MORPHOGENESE DES PAROIS SPORALES 166

Observations cytologiques 166
A- Le protoplasme des tétraspores 166
B- Le protoplasme du tapis 178
C- Commentaires 182

Phénomènes extra-cellulaires en relation avec la morphogenèse des parois sporales 183
A- Remarques concernant les parois sporales et leur évolution 184
B- Remarques sur la paroi spéciale et les formations extra-exosporales dans la cavité sporangiale . . . 187
C- Commentaires 191

CHAPITRE VI. SYNTHESE ET CONCLUSIONS 194

PREMIERE PARTIE.

L'exospore 196
A- L'organisation aperturale et ses origines 198
B- L'infrastructure feuilletée de l'exospore 200
C- Les régions moyennes et externes de l'exospore . . 207
D- Remarques 215

La périspore 216
A- Formation et structure de la périspore 216
B- Remarques sur la périspore des Filicinées isosporées 223

La pseudo-endospore 227

L'endospore 228

DEUXIEME PARTIE.

Parois sporales et microscopie photonique 229

Parois sporales et phylogenèse 231

Orientation pour des recherches futures 235

Bibliographie sommaire 238

Glossaire 248

Index alphabétique des espèces citées 254

Table des planches hors-texte 256

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

INTRODUCTION

La structure des parois des spores des Ptéridophytes est très mal connue. Le microscope photonique utilisé par la plupart des chercheurs a permis d'étudier la morphologie externe des spores, et de dénombrer -quand elles sont suffisamment épaisses- les diverses parois enveloppant la cellule sporale. Mais cet instrument s'est avéré incapable de révéler la structure intrinsèque des parois sporales.

Le microscope électronique offre, sur ce plan, des possibilités beaucoup plus vastes. On peut, grâce à lui, découvrir l'existence de très fines parois jusque-là ignorées, distinguer et étudier en détail les différentes couches composant telle ou telle paroi.

Il s'agit là d'un progrès considérable, mais en définitive insuffisant par lui-même. Le fait de pouvoir dénombrer et décrire les couches qui constituent une paroi permet bien de constater l'existence d'un édifice complexe, mais non de "comprendre" cet édifice. Si l'on veut connaître la structure des parois sporales, il n'est donc pas suffisant de les étudier à l'état mûr, pour aussi favorables que soient les conditions d'observation. De toute évidence, il est nécessaire de savoir, autant que faire se peut, comment, dans quel ordre et sous quelle forme s'édifient les diverses couches de chacune d'elles : il faut donc étudier la genèse de ces parois.

Tout en poursuivant des recherches sur les parois des spores mûres, j'ai donc entrepris l'étude de la morphogenèse des parois sporales chez quelques espèces représentatives -ou pouvant être considérées comme telles- des différents groupes des Ptéridophytes.

Cet exposé est consacré aux spores des Filicinées isosporées : ces spores ont en commun un certain nombre de caractères structuraux qui les différencient nettement des spores des autres groupes de

Ptéridophytes. Débordant très légèrement le cadre de ce sujet, je dirai en outre quelques mots sur les spores, plus exactement les microspores, mûres des Marsiléacées : bien qu'hétérosporées, ces plantes appartiennent aux Filicinées, et il paraît intéressant de comparer la structure de leurs microspores avec celle des spores des Filicinées isosporées.

Comme l'indique le titre de cet ouvrage, les résultats exposés ici ne représentent qu'une étape dans la connaissance des parois sporales des Filicinées. On verra, dans les pages qui suivent, que plusieurs points de détail restent obscurs, et que les spores de certaines espèces mériteraient une étude plus approfondie.

Les parois sporales des Lycopodinées et des Articulées ne seront pas, ou très peu, évoquées ici. Leur description, encore à peine ébauchée (*Equisetum maximum*, 1969), et celle de leur morphogenèse feront l'objet de publications ultérieures.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

CHAPITRE I

GENERALITES

MATERIEL ET TECHNIQUES

A. Matériel.

La morphogenèse sporale a été principalement étudiée chez *Ophioglossum vulgatum* L., *Osmunda regalis* L. et *Blechnum spicant* (L.) Roth. Ces espèces ont été choisies d'une part en raison de leur appartenance aux trois groupes des Filicinées isosporées (voir "Classification des Filicinées"), d'autre part en fonction des possibilités offertes par la flore de la région. Etant donné la relative proximité de stations spontanées de chacune d'elles, j'ai pu procéder à des prélèvements de sporanges échelonnés sur toute la période durant laquelle se déroule la sporogenèse, et assurer une fixation immédiate des échantillons récoltés. Ces récoltes ont été complétées, en ce qui concerne *Os. regalis* et *B. spicant*, par des prélèvements effectués sur des plantes cultivées à Toulouse.

Diverses phases de la sporogenèse ont été étudiées chez d'autres espèces de Filicinées isosporées ; j'ai pu ainsi m'assurer que le processus de la morphogenèse sporale se déroule, à peu de choses près, de façon identique au sein d'un même groupe de Filicinées (Polypodiacées *sensu lato* en particulier). Quelques-unes des phases observées seront décrites lors de l'étude des parois sporales mûres des espèces concernées.

Les recherches sur la structure des parois sporales mûres ont porté sur des spores appartenant à la plupart des grandes familles des Filicinées admises dans les classifications modernes. En dehors des

spores des espèces indigènes, j'ai pu étudier un certain nombre de lots de spores provenant de Jardins Botaniques étrangers (*). Il n'a pas toujours été possible de vérifier la spécificité des spores de provenances diverses ; le nom des espèces non contrôlées sera suivi, dans le texte, du signe : (?).

Les lieux de récolte des spores de chaque espèce seront indiqués au début de leur étude.

B. Techniques.

La préparation des différents matériels étudiés, sporanges immatures et spores mûres, a été réalisée au moyen de techniques classiques, décrites, pour la plupart, dans le traité de Pease (1964).

Fixations. Différents fixateurs ont été utilisés.

Le permanganate de potassium a donné des résultats intéressants dans le cas de sporanges très jeunes ; mais il présente le grave inconvénient de rendre uniformément opaques aux électrons les exospores immatures des Filicales sur lesquelles il a été expérimenté.

L'acide osmique, employé comme seul fixateur (Palade 1952), ou après préfixation aldéhydique (formaldéhyde, glutaraldéhyde ; Pease 1964), a été le fixateur le plus couramment utilisé. La double fixation par la formaldéhyde et l'acide osmique s'est avérée être le mode de fixation le plus sûr, malgré des résultats rarement parfaits. La formaldéhyde présente le double avantage de pénétrer assez rapidement à travers les parois des sporanges et des spores, et d'être utilisable sur le terrain en l'absence de tout équipement de réfrigération et de centrifugation.

(*) - La quasi-totalité de ces lots de spores m'ont été obligeamment envoyés par M. le Directeur des Jardins Botaniques Royaux de Kew ; je le prie de bien vouloir trouver ici l'expression de ma vive reconnaissance.

L'acétolyse (Erdtman 1943) a été appliquée aux spores mûres d'un certain nombre d'espèces. Les spores acétolysées ont été soit déshydratées et incluses directement, soit traitées par le permanganate de potassium en solution aqueuse à 2 % pendant une heure avant d'être déshydratées.

Inclusions. Les faibles dimensions des échantillons à étudier interdisant une manipulation aisée, la pré-inclusion dans la gélose à 2 % a toujours été pratiquée.

Le méthacrylate, initialement utilisé comme milieu d'inclusion, est probablement celui qui assure la meilleure imprégnation du matériel. Les inconvénients qu'il présente par ailleurs l'ont fait néanmoins abandonner.

L'épon (Luft 1961, Pease 1964) a été le milieu d'inclusion le plus usité. Les mélanges araldite - épon (Mollenhauer 1964) ont également donné de bons résultats.

Microtome. Les sections ultra-fines ont été réalisées au moyen d'un ultra-microtome Porter-Blum MT 1, avec couteaux de verre ou couteau de diamant.

Contrastants. Dans la plupart des cas, les coupes ultra-fines ont subi avant observation une double "coloration" par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb ; les temps de coloration, plus courts que ceux indiqués par Pease, ont été respectivement limités à 15 et 12 minutes.

L'imprégnation par le nitrate d'argent a été pratiquée sur un certain nombre de coupes. Le bain utilisé est une solution aqueuse de NO3Ag à 0,25 %, amenée au pH 8-9 par le borax et étendue de deux fois son volume d'eau. L'imprégnation des coupes libres dure 40 à 60 minutes à la température ambiante ; les coupes sont ensuite déposées sur de l'eau distillée puis recueillies sur les grilles.

Observation. J'ai pu travailler initialement sur des microscopes

électroniques R.C.A. et Siemens ('). La plus grande partie des observations a été réalisée sur un microscope Hitachi HU 11B.

Clichés. Les documents photographiques ont été obtenus à partir de plaques "Scientia" Gevaert, type 23-D-50.

C. Commentaires techniques.

Les sporanges et les spores des Ptéridophytes, et en particulier ceux des Filicinées, ont été jusqu'ici peu étudiés au moyen du microscope électronique. Les remarques rassemblées ici ont un double objectif : d'une part, présenter une vue d'ensemble des résultats de l'application à ce matériel des techniques de préparation indiquées ci-dessus ; d'autre part, délimiter les possibilités offertes par la microscopie électronique à transmission, compte-tenu du but poursuivi et des particularités du matériel étudié.

Fixation, déshydratation. Dès le début de leur différenciation, le tapis (") et le tissu sporogène des sporanges (la paroi sporangiale ne sera pas étudiée ici) évoluent en quelque sorte indépendamment l'un de l'autre. En conséquence, ces tissus réagissent différemment aux fixateurs et à la déshydratation, et quel que soit le stade étudié, l'état de conservation et l'aspect du tapis et des tétrades sont souvent différents. La fixation idéale, permettant la sauvegarde parfaite des structures cellulaires des divers composants d'un sporange, a été rarement obtenue...

Une autre difficulté réside dans la faible perméabilité aux fixateurs des parois sporales en voie de maturation ou mûres : la fixation du contenu sporal est le plus souvent aléatoire. La mise

---

(') - Ces travaux préliminaires ont été rendus possible grâce à l'amabilité de M. le Directeur Général Dupouy, M. le Professeur Lafourcade et Mme Lecal, Professeur. Je les prie de bien vouloir croire en ma profonde reconnaissance.

(") - Voir Glossaire.

sous vide partiel accélère certainement la pénétration des fixateurs à l'intérieur des spores ; mais cette pratique présente l'inconvénient de provoquer fréquemment l'éclatement ou une distension exagérée des spores.

Enfin, le vacuome des cellules sporales, très développé à partir du moment où l'exospore prend une certaine consistance, subit généralement une forte diminution de volume au cours de la fixation et de la deshydratation. Il en résulte une importante rétraction cellulaire, entraînant un plissement plus ou moins accentué de l'exospore qui reste solidaire du cytoplasme sporal.

Inclusion, coupe. Comme tout tissu méristématique ou peu différencié, les sporanges très "jeunes" s'incluent et se sectionnent sans grande difficulté. Par contre, l'imprégnation et la coupe des spores sub-mûres ou mûres non acétolysées sont malaisées. L'expérience prouve que ces opérations présentent plus de difficultés que dans le cas de pollen d'Angiospermes : cela tient sans doute à la nature et à la structure différentes des exospores et des exines (*). Pour ce qui est des spores, la coupe provoque souvent des déchirures ou des décollements soit entre la périspore (*) et l'exospore, soit entre l'exospore et le matériel sous-jacent. Le contenu sporal tend à se désagréger, et ses fragments viennent contaminer les parties exploitables des sections. A noter que les déchirures tangentielles au sein de l'exospore même sont rares : la cohésion des différentes couches de cette paroi et la compacité de chacune d'elles paraissent fortes.

La confection des sections ultra-fines de spores provoque une usure rapide du biseau des couteaux de verre, ce qui impose un changement très fréquent de la plage de coupe. Les couteaux de diamant présentent l'avantage de permettre la réalisation de plus grandes séries continues de sections ; la qualité des sections obtenues avec ces couteaux est -peut-être...- légèrement supérieure à celle des coupes réalisées avec les couteaux de verre.

(*) - Voir "Terminologie" et "Glossaire" pour la définition de ces différents termes.

L'obtention des sections de spores acétolysées ne présente pas de difficultés.

Contraste des parois, colorations. Après fixation osmique directe ou fixation par les aldéhydes et l'acide osmique, le contraste des exospores non colorées est généralement faible. Les différences de contraste présentées par les diverses couches de ces parois sont plus ou moins marquées suivant les espèces, et, dans une même espèce, elles varient parfois de façon très sensible d'une spore à l'autre. Ces nuances du contraste sont légèrement renforcées par la "double coloration" avec l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb.

Au cours de l'imprégnation par le nitrate d'argent, le métal se dépose de façon différente sur les diverses couches des exospores. Cela permet, en particulier dans le cas des exospores très peu contrastées, une étude plus aisée et plus précise de la structure de ces parois (Lugardon 1965, 1966).

Comme je l'ai indiqué plus haut, la fixation par le permanganate de potassium rend les exospores immatures presque complètement et uniformément opaques (du moins dans le cas des spores de Filicales). L'opacité régresse vers la fin de la maturation de ces parois : dans les spores mûres, seule la partie profonde de l'exospore reste très sombre (voir les clichés d'exospores présentés par Gantt et Arnott, 1965, et par Gullvåg, 1969, commentés plus loin).

Le permanganate de potassium utilisé comme colorant donne des résultats analogues ; mais on peut, en faisant varier la concentration et la durée des bains, modérer à volonté l'action du colorant (Lugardon 1965).

Les exospores acétolysées et non traitées par le permanganate de potassium avant inclusion ont un contraste très faible et à peu près uniforme. Le traitement par le permanganate provoque l'apparition d'un contraste plus fort et plus nuancé, facilitant beaucoup l'étude de ces parois ; en contrepartie, les exospores traitées de cette manière présentent une granulation plus ou moins grossière.

Les périspores, acétolysées ou pas, présentent en général un

contraste "spontané" relativement élevé. Les colorations paraissent renforcer plus ou moins ce contraste suivant les espèces.

L'étude de la sporogenèse. La sporogenèse est un phénomène complexe dont la durée est de l'ordre de plusieurs semaines, sinon de plusieurs mois. Le microscope électronique ne permet pas d'observer de façon ininterrompue les diverses étapes d'un tel phénomène : il ne peut en donner que des "instantanés", plus ou moins conformes à la réalité du fait des éventuels artefacts de préparation. Il faut donc obtenir le plus grand nombre possible de ces instantanés, les replacer chronologiquement les uns par rapport aux autres, les confronter et les interpréter, puis reconstituer l'ensemble du processus général à partir d'observations inévitablement fragmentaires.

D'autre part, il est très difficile de déterminer la durée de chaque phase de la sporogenèse et le moment où elle se produit (la corrélation des étapes de la genèse sporale et de facteurs tels que les variations de la température et de l'état hygrométrique, le cycle diurne, le cycle lunaire, est certaine mais insuffisamment connue). Il n'est donc pas possible de savoir à priori à quel stade se trouve, à un moment donné, le contenu de tel ou tel sporange.

Lors de chaque fixation, de nombreux écrasements de sporanges ont été étudiés au microscope photonique. Par ce moyen, il est possible d'évaluer approximativement l'état du matériel fixé, mais seule l'observation des coupes ultra-fines permet de connaître avec certitude le stade atteint au moment de la fixation. Pour augmenter les probabilités d'obtenir des séries de stades aussi complètes que possible, il a donc fallu réaliser des préparations nombreuses, échelonnées dans le temps, et comportant chacune une grande quantité de sporanges. Cette façon de procéder a permis d'observer la plupart des phases de la sporogenèse dans un nombre plus ou moins grand de sporanges, et parfois de suivre en détail l'évolution de processus importants. Mais certains stades n'ont été rencontrés que dans un seul sporange (ce qui interdit tout recoupement direct), et quelques-uns n'ont jamais pu être observés, malgré des tentatives réitérées pendant plusieurs années.

L'ensemble des observations réalisées a permis, dans la majorité

des cas, de pallier l'insuffisance de connaissances formelles concernant quelques stades particuliers. Il n'en reste pas moins que certains points de détail sont encore obscurs ou demandent à être confirmés. Ces lacunes seront vraisemblablement comblées l'une après l'autre, par la multiplication des prélèvements et la prospection d'un très grand nombre de sporanges.

Un handicap d'un autre ordre réside dans le fait que le microscope électronique permet de situer avec précision un grand nombre de matériaux, mais non de définir leur nature. Les travaux histochimiques réalisés en marge de cette étude au moyen du microscope photonique n'ont pas apporté jusqu'ici les résultats espérés : la concordance des différentes observations est souvent difficile à établir ; en particulier, il est très malaisé de localiser sur les clichés électroniques certaines substances existant en faible quantité (cas de la callose des parois spéciales par exemple).

Mensurations. Un certain nombre de dimensions, épaisseurs de parois ou de couches, etc, sont indiquées dans cet exposé ; ces mensurations ont seulement une valeur approchée, et sont systématiquement présentées comme telles dans le texte.

Cette absence de rigueur dans l'énoncé des chiffres est dictée à la fois par les particularités du matériel étudié et par les techniques d'observation. Qu'il s'agisse de feuillets larges d'une centaine d'Angstroems ou de parois épaisses de plusieurs microns appartenant aux spores d'une espèce donnée, ces éléments présentent des variations d'épaisseur très sensibles d'une spore à l'autre, sinon dans la même spore.

Il n'est pas possible, en microscopie électronique, de relever rapidement les mensurations d'une centaine de spores et plus, comme cela se fait couramment en microscopie photonique. Par ailleurs, la précision des chiffres obtenus serait en réalité illusoire, en raison des compressions ou dilatations des blocs polymérisés et des coupes ultra-fines, toutes choses difficilement mesurables (sans parler des éventuelles imperfections d'étalonnage des microscopes et des agrandisseurs photographiques, mieux contrôlables).

Morphologie des spores. Si le microscope électronique à transmission offre de très grandes possibilités en matière d'exploration des détails structuraux ou morphologiques "fins", il est peu propice à l'étude de la morphologie (telle qu'on l'entend ordinairement) des spores.

La faible épaisseur des coupes ultra-fines, leur incidence variée par rapport aux parois ou par rapport à l'axe polaire (') des spores, les formes naturelles de ces spores et les déformations qu'elles peuvent avoir subi se conjuguent pour faire apparaître des images peu significatives, et parfois même susceptibles de conduire à des interprétations erronées.

Le microscope photonique classique et le microscope électronique à balayage permettent une observation beaucoup plus efficace et positive de la morphologie sporale.

L'étude morphologique des spores n'entre pas dans le cadre de ce travail : de nombreux auteurs, dont quelques-uns sont cités plus loin (voir "Connaissances actuelles sur les parois sporales des Filicinées isosporées"), ont déjà décrit un nombre important de spores des Filicinées actuelles. J'indiquerai seulement certains caractères morphologiques des spores étudiées, quand ces caractères ont une incidence directe sur l'aspect des sections ultra-fines.

On trouvera dans les Planches trois des quelques clichés de spores que j'ai pu faire réaliser au moyen du microscope électronique à balayage ("). Si l'on ne cherche pas à mettre en évidence les détails très fins, cet instrument représente un outil remarquable pour l'étude des caractères morphologiques superficiels et même profonds (Cerceau et coll., 1970) des parois d'organismes tels que les spores ou les grains de pollen.

(') - Voir Glossaire.

(") - Ces clichés ont été réalisés au Laboratoire de Géologie de M. le Professeur Laffitte (Museum National d'Histoire Naturelle de Paris), à partir d'échantillons transmis par M. le Professeur Gourinard Je les prie tous deux de bien vouloir trouver ici l'expression de ma vive gratitude.

CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LES PAROIS SPORALES DES FILICINEES ISOSPOREES (')

A. Etudes fondamentales.

Plusieurs botanistes se sont penchés sur le problème de la sporogenèse chez les Filicinées dès la première moitié du XIXème siècle. Mais ces auteurs ont étudié essentiellement le développement des sporanges et la formation des cellules-mères des spores (voir Reess 1866, qui a repris et complété leurs observations) ; durant la même période, les parois sporales et leur morphogenèse n'ont pas fait l'objet d'études particulières.

En 1868, Sachs distingue deux membranes dans la paroi enveloppant les spores des Polypodiacées : un "*exosporium*" brun, cuticularisé, plissé en surface, et un "*endosporium*" cellulosique.

La première étude détaillée des parois de spores de Filicinées et des étapes de leur formation est due à Tchistiakoff. Les travaux de cet auteur, d'abord imprimés en russe (1871), ont été plus tard publiés en deux mémoires rédigés en français (1874). Ces mémoires traitent du développement des sporanges et des spores, l'un chez les Polypodiacées, l'autre chez les Marattiacées. Corrigeant la description de Sachs, Tchistiakoff observe dans les spores d'*Aspidium falcatum* et de *Scolopendrium officinarum* trois parois distinctes qu'il appelle, en commençant par la plus externe : "*pseudo-episporium*", "*exosporium*", "*endosporium*". Chez *Angiopteris longifolia*, il décrit également trois parois ; mais ici il nomme la paroi superficielle "*perisporium*".

(') - On trouvera dans l'ouvrage de Selling (1946) sur les spores des Ptéridophytes hawaiiennes la liste des principales publications concernant les spores de l'ensemble des Ptéridophytes. La plupart des travaux postérieurs à cette date et portant sur les mêmes sujets sont cités et commentés par Pettitt (1966) et Gullvåg (1968).

L'étude de la méiose et du développement des spores réalisée par cet auteur est en tous points remarquable ; de nombreux détails ont été décrits avec une minutie extraordinaire, compte-tenu des moyens d'observation précaires de cette époque. Bien des points demeurent, sans doute, inexpliqués ou imparfaitement interprétés, mais les principes essentiels de la morphogenèse sporale sont clairement définis :

- l'exosporium s'organise en premier ; il s'épaissit et se solidifie d'abord sur la face des jeunes spores proche du centre de la tétrade ;

- l'exosporium forme un "*listel*" (aperture, voir Glossaire) qui s'ouvrira au moment de la germination sporale ;

- le pseudo-episporium et le perisporium s'édifient à partir du matériel désorganisé qui entoure les spores en voie de maturation (l'emploi de l'un ou l'autre de ces termes dépend de l'origine présumée du matériel qui constitue cette paroi sporale).

L'importance de l'étude de Tchistiakoff (') est d'autant plus grande que, par la suite, aucun auteur n'a réellement cherché à approfondir le sujet.

Russow (1872), ignorant, semble-t-il, les travaux de son concitoyen, décrit à son tour plusieurs des observations déjà publiées par ce dernier sans apporter de données nouvelles.

Les traités de Botanique générale ou de Ptéridologie donnent des descriptions très brèves des spores, en reprenant avec quelques variantes la nomenclature des parois proposée par Tchistiakoff.

Sadebeck (in Engler et Prantl 1902), décrit en quelques lignes les trois parois, "*episporium*" ("*appelé aussi perisporium*"), "*exosporium*", "*endosporium*", des spores d'Eufilicinées.

(') - Les remarques de Martens et Waterkeyn (1962) au sujet d'une étude de Tchistiakoff sur un pollen de Conifères, et en particulier leur parenthèse : "*(jamais repris dans les bibliographies !)*" s'appliquent parfaitement aux travaux de cet auteur sur les spores des Ptéridophytes.

Campbell (1918) utilise les termes d'"*epispore*" (ou "*perinium*"), "*exospore*" et "*endospore*". Il indique que chez les Osmundacées, l'endospore est "*excessivement délicate*", "*difficile à mettre en évidence*" dans les spores non germées, mais qu'elle "*devient très évidente*" au moment de la germination quand l'exospore éclate. Il note de même l'épaississement notable de l'endospore des spores d'Ophioglossales lors de la saillie du tissu gamétophytique hors de l'exospore ouverte. Chez les Polypodiacées (*Onoclea struthiopteris*), quand le "*perinium*" brun est arraché, "*l'exospore transparente peut alors être vue, avec la délicate endospore appliquée contre sa face interne*". Campbell, comme tous les auteurs plus anciens, estime donc que toutes ces spores possèdent une endospore cellulosique avant qu'elles ne germent ; mais, d'après lui, cette paroi s'épaissit nettement au moment de la germination sporale.

Bower (1923) emploie en synonymie les termes "*epispore*" (T.I, p.14, à propos de *Dryopteris filix mas* Rich.) et "*perispore*" (T.I, p.259 et suivantes). L'"*exospore*" est brièvement décrite.

Emberger (1960) parle de la "*périspore*" et de l'"*exospore*", sans s'attarder sur la description de ces parois. Comme Bower, cet auteur ne fait (volontairement?) aucun commentaire au sujet de l'endospore des spores non germées des Filicinées.

Les différents auteurs s'accordent pour reconnaître que la périspore n'existe pas chez toutes les Filicinées : les spores des Eusporangiées (ou du moins la plupart d'entre elles?), des Osmundales et de certaines Leptosporangiées en seraient dépourvues. Si la présence constante de l'exospore est unanimement reconnue, il semble que les auteurs modernes ne soient pas absolument certains de l'existence de l'endospore dans les spores mûres.

Dans la plupart de ces traités, il est indiqué que la périspore s'édifie à la périphérie des spores à partir du tapis désorganisé. Mais aucun détail supplémentaire n'est donné, tant sur la genèse que sur la structure des parois sporales.

B. Travaux modernes (microscopie photonique).

Le développement de la Palynologie au cours des trente dernières années a entraîné la publication de nombreux travaux descriptifs sur les parois sporales observées au moyen du microscope photonique.

Erdtman (1943, 1957) cherche à élucider l'ensemble des problèmes posés par les parois des divers types de spores.

La plupart des autres études réalisées sont des descriptions systématiques de la morphologie des spores des Ptéridophytes d'une région particulière. Je citerai, par exemple, les travaux de Greguss (1941, Europe Centrale), Selling (1946, Hawaï), Knox (1951, Grande-Bretagne), Harris (1955, Nouvelle-Zélande), Tardieu-Blot (1963 et suiv., Madagascar), Nayar et col. (1963 et suiv., Inde, Afrique), Lugardon (1963, Ptéridacées de France), Pentti-Sorsa (1964, Finlande).

Les palynologues décrivent uniquement la périspore et l'exospore : les spores sont généralement acétolysées avant observation, et tout ce qui se trouve à l'intérieur de l'exospore, endospore comprise, est détruit par ce traitement.

La nomenclature, et parfois l'interprétation, des parois étudiées varient quelque peu suivant les auteurs. Cependant, grâce aux travaux des palynologues, les connaissances sur les parois sporales ont beaucoup progressé, du moins en ce qui concerne la morphologie de ces parois. Leur structure, par contre, est encore très peu connue : le microscope photonique s'est avéré pratiquement inefficace pour l'étude des particularités structurales des parois des spores des Ptéridophytes.

Il ressort de l'ensemble des études palynologiques portant sur les spores des Filicinées que les caractéristiques des spores de ce groupe sont déterminées par trois facteurs essentiels (non compte-tenu des dimensions des spores) : la forme de l'aperture et des spores elles-mêmes, l'ornementation de l'exospore, l'absence ou la présence d'une périspore.

Ces spores se divisent en spores à aperture trilète (') (spores tétraèdriques) et en spores à aperture monolète (') (spores bilatérales)

(') - Voir Glossaire.

Ce critère paraît, a priori, fondamental ; toutefois, il faut noter que certaines familles, par ailleurs très homogènes, renferment à la fois des espèces à spores nonolètes et des espèces ayant des spores trilètes ; en outre, on trouve parfois, chez des espèces à spores trilètes, une quantité plus ou moins grande de spores monolètes mélangées aux spores typiques de ces espèces.

Les spores de certaines espèces ont une exospore lisse ou scabre (c'est-à-dire dépourvue, en dehors de l'aperture, de dénivellations superficielles très supérieures à 1/10 de micron). Chez d'autres espèces, l'exospore présente une ornementation constituée de protubérances plus ou moins développées et agencées de façons diverses. Les deux types d'exospores se rencontrent tant chez les spores monolètes que chez les spores trilètes.

Enfin, certaines spores, trilètes ou monolètes, paraissent (en microscopie photonique) dépourvues de périspore, alors que d'autres spores possèdent une périspore plus ou moins épaisse et plus ou moins complexe.

Tandis que les études sur la morphologie des spores mûres des Filicinées isosporées se multipliaient, la genèse de ces spores a été peu étudiée. On peut citer les travaux de Marengo (1954, 1959, 1962), qui analyse les relations existant entre les mouvements des constituants protoplasmiques des cellules-mères et la forme des tétraspores ; au cours de son étude sur le sporophyte des Eusporangiées, Bienfait (1969) décrit brièvement la sporogenèse et signale la présence d'une périspore chez diverses Ophioglossacées et Marattiacées ; tout en étudiant la morphologie de nombreuses spores, Kawasaki (1970 et ant.) cherche à déterminer l'origine de l'ornementation sporale chez quelques Filicales.

Ces observations n'apportent qu'un petit nombre de renseignements nouveaux sur la sporogenèse : depuis que Tchistiakoff a publié ses travaux, aucun chercheur n'a repris dans son entier l'étude de la morphogenèse sporale chez les Filicinées isosporées.

C. Observations en microscopie électronique.

Les travaux et documents sur les parois sporales chez les Filicinées isosporées réalisés au moyen du microscope électronique sont peu nombreux.

Gantt et Arnott (1965), étudiant la germination des spores de *Matteucia struthiopteris*, montrent sur l'un de leurs clichés une section de la région aperturale de l'exospore d'une spore, qu'ils appellent "*l'intine à deux couches, avec l'épaississement de son raphé*". L'erreur de nomenclature ("*intine*" pour exospore", ou à tout le moins "exine") n'enlève rien au mérite d'avoir publié le premier cliché électronique de spore de Filicale.

Pettitt (1966), dans son travail sur les spores et pollen actuels et fossiles, présente deux photographies de l'exospore et de la périspore chez *Asplenium adiantum-nigrum L.* Il décrit l'architecture complexe de la périspore ; l'exospore ("*exine*") lui semble homogène et "*complètement indifférenciée*". Il trouve difficile d'admettre -non sans quelque raison- qu'une périspore aussi compliquée et caractéristique que celle de cette espèce "*tire directement son origine d'un periplasmodium par le processus de coagulation suggéré par Harris (1955)*".

L'un des clichés de spores germées de *Blechnum spicant* L. présentés par Gullvåg (1969) et l'un de ceux publiés par Beisvåg (1970) montrent des sections d'aperture. Dans ces spores comme dans celles de Gantt et Arnott, toutes trois fixées par le permanganate de potassium, l'exospore paraît formée de deux couches, une couche interne très sombre et une couche externe beaucoup plus claire (voir "Commentaire techniques").

Ces divers clichés n'apportent guère de renseignements sur la structure des parois des spores des Filicinées. Ils montrent néanmoins que ces parois sont très différentes de celles du pollen des végétaux supérieurs, dont l'étude a fait des progrès considérables depuis une quinzaine d'années, grâce au microscope électronique.

D. Recherches personnelles.

Désirant élucider les problèmes posés par les parois des spores des Filicinées, j'ai repris leur étude et celle de leur morphogenèse au moyen du microscope électronique. En 1965, j'ai publié une étude sur la structure des parois de la spore mûre de *Blechnum spicant* (L.) Roth observée au moyen des deux types de microscopes. En 1966, a paru une note décrivant les grandes étapes de la formation de l'exospore de cette espèce, complétée en 1969 par une note sur la mise en place du "pli proximal" (voir Glossaire). La même année (1969), j'ai décrit les principales étapes de la genèse de l'exospore chez *Osmunda regalis* L.

Ces travaux ont permis de mettre en évidence plusieurs faits ignorés jusque-là, en particulier :

- les exospores de *B. spicant* et d'*Os. regalis* sont plus complexes qu'il ne paraissait, et ont entre elles des différences structurales nettes ;

- les modes de formation de ces parois présentent un certain nombre de points communs, mais aussi des différences importantes qui sont à l'origine des particularités structurales des parois mûres ;

- ces modes de formation diffèrent notablement des processus de formation des exines des grains de pollen, processus qui ont été décrits chez plusieurs espèces de végétaux supérieurs (') au cours des dernières années.

TERMINOLOGIE.

Le problème de la terminologie des parois sporales ne saurait être considéré dans les limites étroites des spores des Filicinées

---

(') - *Parkinsonia aculeata* (Larson et Lewis 1962), *Silene pendula* (Heslop-Harrison 1963), *Poa annua* (Rowley 1964), *Zea mays* (Skvarla et Larson 1966), *Ipomea purpurea* (Godwin et col. 1967), etc...

isosporées. Il doit être envisagé pour l'ensemble des spores des Ptéridophytes (et sans doute des Bryophytes), sans négliger ses rapports avec la nomenclature des parois polliniques.

Les termes utilisés par la plupart des chercheurs modernes, "perine", "exine", "intine", ont été définis par Erdtman (1952) de telle sorte qu'ils puissent s'appliquer à l'ensemble des spores et du pollen des archégoniates. Mais l'architecture de l'exine du pollen et celle de l'exospore des spores présentent de telles différences que la nomenclature des subdivisions de l'exine, définie en fonction de l'organisation de cette paroi dans le pollen, ne peut s'appliquer de façon correcte aux couches de l'exospore. Il apparaît de plus en plus clairement que les parois des spores, tant chez les Filicinées que chez les autres Ptéridophytes (Pettitt 1966, Lugardon 1969 c et travaux non publiés) et chez les Bryophytes (McClymont et Larson 1964, Heckman 1970) ont une structure et un mode de formation très différents de ceux du pollen.

Il semble donc préférable de réserver la nomenclature proposée par Erdtman au matériel pollinique, et de conserver pour les parois sporales les termes "périspore", "exospore", "endospore".

Ces termes sont en général mal définis, et parfois controversés ; leur définition parfaite ne pourra, évidemment, être établie que lorsque la structure des parois de tous les types de spores existants sera connue. Il est cependant nécessaire d'essayer de les mieux définir en tenant compte des connaissances actuelles, ou du moins de préciser le sens qui leur sera donné ici.

A. La périspore (perine, perisporium, episporium...)

De toutes les parois sporales, la périspore est certainement celle dont l'existence et l'interprétation sont les plus débattues. En fait, le problème est double : il y a d'une part celui que pose l'origine de cette paroi, d'autre part celui qui consiste à savoir si il y a ou non une périspore autour d'une spore donnée, et quelles sont ses limites exactes.

Cette paroi résulte de la transformation, avec induration, de substances qui environnent les jeunes spores vers la fin de la sporogenèse. D'après un certain nombre d'auteurs, ces substances proviennent ou bien uniquement de la paroi qui enveloppe les cellules-mères puis les tétrades (la "paroi spéciale"), ou bien du matériel du tapis désorganisé associé aux restes de la paroi spéciale. Dans le premier cas, il faudrait (Tchistiakoff 1874, Fitting 1900) employer le terme "périspore", et dans le second le terme "pseudo-épispore" ou "épisporé" (il semble inutile de commenter la nuance qui différencie les deux derniers termes). Si cette distinction est valable sur le plan théorique, il n'en est pas de même dans la pratique : la mise en évidence de l'un et l'autre de ces processus de formation est délicate ; par ailleurs, la plupart des chercheurs, étudiant des spores mûres, sont dans l'impossibilité de préciser l'origine des parois qu'ils observent.

On peut donc, semble-t-il, reléguer, au point de vue terminologique, cet aspect de la question au second plan : il suffirait d'indiquer -quand la chose est possible !- l'origine de la "périspore" sans en changer le nom. C'est, en somme, la solution que propose Erdtman en donnant sa définition de la perine (ou périspore : l'auteur met les deux termes en synonymie) : "*la couche la plus externe, extra-exinique, du sporoderme dans un certain nombre de spores. Elle semble provenir de l'activité d'un periplasmodium*". Cette définition englobe toutes les parois se trouvant à l'extérieur de l'exospore -ou de l'exine.

Il reste cependant le problème consistant à s'assurer de l'existence d'une périspore et à situer avec précision la limite entre cette paroi et l'exospore. Pour pallier cette double difficulté, parfois malaisée à surmonter en microscopie photonique, Erdtman a proposé les termes de "sculptine" (perine + partie sculptée de l'exine) et "sclerine" (perine + exine entière).

Le microscope électronique permet généralement d'identifier avec certitude la paroi "extra-exinique" et de déterminer la limite séparant les deux parois en cause. "Sculptine" et "sclerine" ne seront donc pas utilisées dans cet exposé ; j'emploierai seulement le terme "périspore" ainsi compris :

- paroi extérieure de certaines spores, généralement acéto-résistante, formée d'une ou plusieurs couches présentant sur les sections ultrafines des caractères (structure, texture, contraste...) différents de ceux de l'exospore sous-jacente ; cette paroi peut se déchirer et se séparer des spores, complètement ou par fragments.

En fonction de la plus ou moins grande complexité de la périspore, j'ai parfois été amené à utiliser les termes de "périspore interne", "périspore moyenne", "périspore externe", (étant entendu que ces divers termes ont une valeur strictement topographique).

B. L'exospore (exine, exosporium).

L'exine est définie par Erdtman comme étant *"la couche principale, externe, habituellement résistante, d'un sporoderme"*. Cette définition peu précise peut s'appliquer aux exospores des spores, à ceci près que "externe" (*"outer"*) doit être compris dans un sens non absolu, étant donné la présence possible d'une périspore à l'extérieur de cette paroi.

En ce qui concerne les spores des Ptéridophytes, il paraît utile de la compléter en indiquant que l'exospore se distingue des autres parois par l'existence d'une architecture aperturale bien différenciée : les seules spores actuelles de cette Classe réputées inaperturées, les spores d'Equisétales, ont une exospore comportant en réalité une organisation aperturale typique (Lugardon 1969 c). Ce caractère est important par lui-même ; en outre, il permet souvent de résoudre le problème de l'existence et des limites de la périspore. Cette dernière est -le plus souvent- continue et peu modifiée dans la région aperturale, alors que l'exospore sous-jacente présente à ce niveau une structure et une conformation caractèristiques : le contraste entre les deux parois est de ce fait souvent beaucoup plus net dans la zone aperturale qu'en tout autre point.

Dans cet exposé, le terme "exospore" qualifie donc :
- la paroi principale des spores, acéto-résistante, parfaitement continue autour des spores, formée de couches étroitement accolées et

comportant une aperture nettement différenciée située sur la face proximale des spores (').

Les couches de l'exospore ont été appelées "exospore interne", "exospore moyenne" (lorsqu'il y a trois couches distinctes), "exospore externe". Ces appellations ont, comme celles des couches de la périspore, une valeur uniquement topographique.

La complexité de l'architecture aperturale de l'exospore impose l'emploi d'un certain nombre de termes déjà utilisés et définis, pour la plupart, dans des publications antérieures (Lugardon 1965, 1966, 1969 a, b) ; les définitions de ces termes sont regroupées dans le Glossaire.

C. L'endospore (intine, endosporium) et la pseudo-endospore.

L'endospore. Cette paroi n'a, semble-t-il, jamais été définie de façon précise. Dans les travaux où elle est évoquée, la plupart des auteurs se bornent à mentionner sa nature cellulosique. Tchistiakoff ajoute seulement qu'elle doit sortir par le "listel" de l'exospore.

Erdtman définit l'intine -alias endospore ou endosporium- comme *"la couche interne, habituellement peu résistante, du sporoderme"*. Au moment de la germination des grains de pollen, l'intine s'évagine et constitue la paroi du tube pollinique ; bien que je n'aie pu trouver de précisions formelles sur ce point, il paraît admis que l'endospore joue un rôle identique dans les spores et que, au cours de la germination, ses prolongements constituent la paroi squelettique du jeune gamétophyte.

(') - Cette définition paraît pouvoir s'appliquer sans difficultés à toutes les spores des Ptéridophytes, à l'exception des microspores des *Isoetes* et de certaines *Selaginella* : à l'extérieur d'une exospore répondant à la définition proposée, ces spores possèdent une paroi qui se distingue, par des particularités structurales et morphogénétiques, à la fois de l'exospore et de la périspore. Ce problème sera traité dans une publication ultérieure.

Je propose donc la définition suivante de l'endospore (Lugardon 1971) :
- paroi interne des spores, non acéto-résistante, se confondant avec les parois du gamétophyte après la germination des spores.

La pseudo-endospore. J'ai pu mettre en évidence dans certaines spores mûres une quatrième paroi qui n'a jamais encore été décrite dans les spores des Filicinées isosporées. Cette paroi, qui occupe avant la germination la place de l'endospore proprement-dite, répond seulement en partie à la définition de cette dernière ; elle est détruite par l'acétolyse et recouvre le contenu sporal des spores non germées, mais elle n'a ni la nature ni le rôle de l'endospore. J'ai donné à cette paroi le nom de "pseudo-endospore".

La pseudo-endospore et l'endospore n'ont pas paru nécessiter la création de subdivisions.

PLAN D'ETUDE

A. Classification des Filicinées actuelles.

Emberger (1960) répartit les divers ordres des Filicinées vivantes en quatre groupes.:
- les Osmundales, qui constituent un groupe particulier, intermédiaire à la fois entre les Phyllophorées et les Aphyllophorées, et entre les Aphyllophorées eusporangiées et leptosporangiées ;
- les Ophioglossales et Marattiales (Aphyllophorées eusporangiées) ;
- les Filicales (Aphyllophorées leptosporangiées isosporées) ;
- les Salviniales et Marsiléales (Hydroptéridées, Aphyllophorées leptosporangiées hétérosporées).

En 1968, le même auteur, s'appuyant sur Pichi-Sermolli (1958, 1959), conserve la même classification, à ceci près qu'il découpe l'ordre des Filicales en un certain nombre d'ordres correspondant chacun à une ou plusieurs familles.

J'ai étudié essentiellement les spores et la sporogenèse des trois premiers groupes définis par Emberger en 1960, groupes dont

toutes les espèces sont isosporées. Une très brève étude complémentaire permettra d'avoir un aperçu des caractéristiques des microspores chez les Marsiléales.

B. Choix des exemples étudiés.

Les trois espèces chez lesquelles j'ai cherché à étudier en détail la morphogenèse sporale appartiennent chacune à l'un des trois groupes des Filicinées isosporées définis plus haut.

Les spores d'Osmundales présentant des caractères intermédiaires entre ceux des spores d'Eusporangiées et de Leptosporangiées, les trois groupes sont étudiés dans l'ordre :

- Eusporangiées, représentées par *Ophioglossum vulgatum* L.
- Osmundales, " " *Osmunda regalis* L.
- Leptosporangiées, " " *Blechnum spicant* (L.) Roth.

Par ailleurs, la structure des parois sporales mûres a été étudiée chez des espèces choisies, dans la mesure du possible, dans la plupart des principales familles de chacun des trois groupes. Malgré quelques lacunes (Hyménophyllacées en particulier), l'échantillonage réalisé devrait permettre d'avoir une vue d'ensemble de la structure sporale chez les Filicinées.

C. Ordonnance de l'exposé.

Les chapitres II à IV sont consacrés à l'étude de la morphogenèse sporale et de la structure des parois sporales mûres dans chacun des trois groupes des Filicinées isosporées.

Les premières phases du développement des sporanges ne présentant pas de rapports directs avec la formation des parois sporales, seule est décrite la période de la sporogenèse qui va de la fin de la cytocinèse post-méiotique des cellules-mères des spores jusqu'à la maturation sporale. J'ai découpé cette période, de façon plus ou moins arbitraire, en plusieurs parties ; pour chacune d'elles, je considère

successivement l'"environnement" des cellules sporales (loges tétradiques définies par le tapis, parois spéciales), la forme des tétraspores, l'évolution des parois en formation.

La structure des parois mûres est étudiée d'abord chez l'espèce dont la sporogenèse est décrite, puis, de façon moins détaillée, chez un certain nombre d'espèces appartenant au groupe correspondant.

Les parois des spores sont décrites dans l'ordre exospore - périspore - pseudo-endospore et endospore. Cette succession, à laquelle je me suis tenu dans des publications antérieures, est certainement la plus logique : non seulement elle correspond à l'ordre d'importance des parois, mais aussi, et surtout, à l'ordre dans lequel ces parois se forment au cours de la sporogenèse.

Dans le chapitre V sont relatées des observations se rapportant à divers phénomènes plus ou moins directement liés à la morphogenèse des parois sporales (activité du protoplasme des tétraspores et du tapis, etc...) : ces observations présentent l'intérêt de fournir un certain nombre de renseignements sur l'origine des constituants de ces parois.

Le chapitre VI rassemble les conclusions qui se dégagent des observations exposées dans les chapitres précédents.

GLOSSAIRE

Afin de rendre son utilisation plus aisée, le Glossaire a été reporté à la fin de l'ouvrage (avant l'index alphabétique, p. 245).

ILLUSTRATIONS

A. Figures de texte.

Les diverses figures insérées dans le texte sont accompagnées d'une légende explicative particulière (abrèviations, etc...).

B. Planches hors-texte.

Indications techniques. En tête des légendes de chaque planche de photographies, sont mentionnés, outre le nom de l'espèce ou des espèces concernées, les renseignements techniques (fixations, colorations,...) se rapportant aux figures présentées.

Les grandissements sont indiqués à la suite de la légende de chaque figure. De plus, chacune des figures porte un trait accompagné de l'un des nombres 10, 2, 1, 0,5, 0,2 : ces nombres indiquent que le trait représente, suivant le cas, 10, 2, 1, 0,5 ou 0,2 microns.

Orientation des figures. Dans la mesure du possible, les figures sont orientées de telle sorte que l'aperture (face proximale des spores) se trouve tournée vers le haut des planches.

Les documents présentant des détails des parois sporales "hors aperture" ont été disposés de façon plus variée, en fonction de l'espace disponible.

Schémas marginaux. Afin de faciliter l'étude de certaines photographies, des schémas des détails les plus importants sont reportés en marge ou à la suite de la légende de ces clichés.

Principales abréviations.

A : amidon
C : canaux et cavités des exospores externe et moyenne
Ca : cavités de la paroi spéciale, et leurs membranes (*Ophioglossum*)
Cp : crête proximale
Cy : cytoplasme
D : dictyosomes
Dd : dépôts denses sur le plasmalemme des tétraspores et du tapis (*Ophioglossum*)
E : exospore
Ec : écailles de la couche interne de la périspore (Filicales)
Ee : exospore externe
Ei : " " interne
Em : " " moyenne
EN : endospore (spores d'*Osmunda* et *Blechnum* germées)
F : feuillets de l'exospore moyenne
Fa : fente aperturale
L : globules lipidiques
Lt : loge tétradique
M : mitochondries
Me : épaississements en ménisques (*Ophioglossum*)
Mn : membrane nucléaire
Ms : paroi du tapis (membranes squelettiques)
N : noyau
No : nodules occupant la base de la fente aperturale
Nu : nucléole
P : périspore
Pc : contenu des vésicules de cytocinèse des plaques cellulaires des cellules-mères des spores
Pe : plasmalemme (pellicule ectoplasmique)
PE : pseudo-endospore
Pl : plastes
Pp : pôle proximal des spores
Ps : paroi spéciale
R : substances de réserve des spores mûres
Re : reticulum endoplasmique
Sg : sphéroïde granuleux
Sp : spore, tétraspore
T : tapis
V : vacuole
Ve : vésicules extra-cellulaires
Vg : vésicules golgiennes

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

CHAPITRE II

ETUDE DES PAROIS DE SPORES D'OPHIOGLOSSALES ET DE MARATTIALES (FILICINEES EUSPORANGIEES)

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

Formation des parois sporales d'Ophioglossum vulgatum.

§- Formation de l'exospore : débute par l'édification d'un ensemble de feuillets anastomosés (infrastructure de l'exospore). La paroi comprend trois couches se formant successivement :

- couche interne : les feuillets profonds s'agglomèrent pour constituer une couche compacte ;

- couche moyenne (couche alvéolée) : les feuillets superficiels servent de support à un dépôt de substance qui comble en grande partie les alvéoles délimités par les feuillets ;

- couche externe : l'édifice préétabli est recouvert par de nouveaux dépôts qui constituent l'ornementation de l'exospore.

(Les trois couches de l'exospore sont continues autour des spores, y compris au niveau de l'aperture).

§- Formation (simultanée) de la périspore et de la pseudo-endospore, postérieure à la formation de l'exospore.

- périspore fibrillaire unistrate, très fine, continue ;

- pseudo-endospore continue, d'épaisseur constante.

Structure des parois sporales mûres d'Oph.vulgatum.

Les caractères structuraux observables dans les parois des spores mûres reflètent les modalités de la formation de ces parois. Mais de nombreux détails structuraux de l'exospore disparaissent au cours de la maturation sporale.

Structure des parois sporales d'autres espèces de ce groupe.

Les spores d'Ophioglossales étudiées ont des structures voisines ; les spores de Marattiales en diffèrent essentiellement par :

- feuillets de la couche alvéolée moins nombreux ;

- périspore formée d'une ou plusieurs couches massives, plus ou moins épaisses.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

FORMATION DES PAROIS DE LA SPORE D'*OPHIOGLOSSUM VULGATUM L.*

La formation des parois sporales des Eusporangiées a été étudiée chez *Ophioglossum vulgatum L.*

La culture des Eusporangiées indigènes est difficile, et entraîne souvent des perturbations de la sporogenèse. Les synanges d'*Oph.vulgatum* ont tous été prélevés dans une station spontanée de Barbazan (Haute-Garonne).

A. La tétrade, entre la fin de la cytocinèse de la cellule-mère et l'apparition des premiers éléments de l'exospore.

Environnement. Chaque tétrade occupe, à ce stade, une loge presque entièrement délimitée par le tapis qui s'est infiltré entre les cellules-mères des spores au cours de la méiose.

Les tétraspores sont isolées au sein d'une substance qui constitue la "paroi spéciale" (voir Glossaire). Celle-ci se présente

sous la forme de travées granuleuses, parfois obscurément fibrillaires, orientées plus ou moins parallèlement à la surface des cellules. (Pl.1, fig.1,3).

La partie périphérique de la paroi spéciale, qui sépare les tétraspores du tapis environnant, existait dès avant la division de la cellule-mère. Cette paroi était alors peu épaisse (600-1000Å) ; sa substance était très concentrée dans sa partie superficielle, et disposée en traînées beaucoup plus lâches dans sa partie profonde.

L'épaisseur de cette paroi s'est quelque peu accrue vers la fin de la méiose et pendant la cytocinèse de la cellule-mère. En même temps, la densité de la frange superficielle s'est atténuée, de telle sorte que la paroi entourant les jeunes tétrades présente un aspect à peu près homogène sur toute sa largeur. Il semble que l'apport de substance nouvelle à ce niveau est très faible au cours de cette période, et que l'augmentation d'épaisseur est due surtout à une sorte de "dilution" du matériel déjà en place.

La substance qui isole chaque tétraspore de ces trois cellules-soeurs s'est mise en place après la division de la cellule-mère. Elle paraît identique à celle qui constitue la paroi préexistante et elle se raccorde à cette dernière sans qu'aucune discontinuité n'apparaisse.

Dans la partie médiane de cette paroi intersporale, à égale distance du plasmalemme de chaque tétraspore, une étroite bande de matière plus fortement contrastée et plus nettement fibrillaire marque, sur les coupes, l'emplacement des substances contenues initialement dans les vésicules de la plaque cellulaire de la cellule-mère.

Réparties apparemment au hasard, le plus souvent près de la surface des tétraspores mais parfois contre le tapis, des cavités plus ou moins grandes paraissent creusées dans la paroi spéciale ; elles sont limitées par une membrane et présentent un contenu généralement clair. Ces formations -que l'on retrouvera souvent près des

tétraspores plus âgées- apparaissent, semble-t-il, au cours des cytocinèses qui ont précédé la mise en place des tétraspores (').

Forme des tétraspores. Du fait de la disposition des plans de la cytocinèse de la cellule-mère, les jeunes tétraspores ont d'emblée une forme "tétraédrique" (voir Glossaire). Leur face proximale définit trois plans disposés comme les faces d'un trièdre ; mais les coupes orientées à peu près parallèlement à l'axe polaire (Pl.1, fig.1) ne rencontrent en général que deux de ces plans : les coupes de faces proximales présentent donc le plus souvent deux pans, plus ou moins symétriques en fonction de leur orientation. La face distale de chaque tétraspore a conservé la forme arrondie de la portion de la cellule-mère dont elle dérive.

Surface. Le plasmalemme des tétraspores est légèrement sinueux ; il porte sur sa surface externe des éléments de deux types différents irrégulièrement répartis.

Les plus abondants sont de petites vésicules, isolées ou groupées en amas plus ou moins importants (Pl.1, fig.2,3,4). Ces vésicules sont globuleuses ou tubulaires ; leur plus grand diamètre dépasse rarement 1000 Å. La membrane qui les limite paraît soit tripartite et épaisse comme le plasmalemme, soit simple et plus fine. Ces "vésicules extra-cellulaires" renferment le plus souvent une substance d'aspect granuleux, d'autant plus dense, en général, que les vésicules sont plus petites ; certaines contiennent une ou plusieurs vésicules de plus petite taille. Elle semblent devoir être rapprochées des "plasmalemmasomes" (Marchant et Robards 1968). Leur origine et leur rôle possibles seront commentés ultérieurement (Ch.V).

(') - Il a paru nécessaire de donner ces quelques indications afin de mieux situer le matériel étudié. Ces points de détail seront décrits de façon plus complète dans une publication en préparation portant sur les aspects ultra-structuraux de la méiose et de la cytocinèse des cellules-mères chez quelques Filicinées.

Le second type de matériel se présente sous la forme de petites masses fortement contrastées accolées çà et là au plasmalemme (Pl.1, fig.1,3). L'origine et la valeur exacte de ces éléments restent incertaines ; bien que cette éventualité semble peu probable, peut-être sont-ils dus à un artefact de préparation. Quoi qu'il en soit, il faut souligner que des éléments identiques sont visibles, à ce stade, sur la membrane limitant certaines des vacuoles du tapis ainsi que sur la surface du plasmalemme du tapis, tant en bordure des loges tétradiques que face à la paroi squelettique séparant le tapis des couches de cellules périphériques (Pl.2, fig.2). Aux stades ultérieurs obtenus dans des conditions de fixation exactement semblables, ces masses sombres ne se retrouveront en aucun de ces points.

Le protoplasme tétrasporal sera étudié par la suite. Il faut néanmoins mentionner un détail qui paraît être directement lié à la morphogenèse sporale. Il s'agit de l'existence d'un fin liseré plus sombre bordant intérieurement le plasmalemme au niveau de la future zone aperturale, c'est à dire dans les zones de jonction des trois plans de la face proximale triédrique (Pl.1, fig.3). Ce liseré, qui semble provenir d'une condensation locale de la substance fondamentale du hyaloplasme, est très constant dans cette zone à laquelle il paraît se limiter.

B. Apparition de la crête cytoplasmique triradiée ; premiers éléments de la future exospore.

Les tétraspores figurées sur les planches 3 et 4 proviennent de tétrades un peu plus âgées que les précédentes.

Environnement. Les travées granuleuses de la paroi spéciale ont en partie disparu. Par contre, les éléments plus denses provenant des vésicules de la plaque cellulaire sont conservés ; ils forment une sorte de trame ténue qui garde sa disposition initiale (Pl.3, fig.1).

L'intervalle séparant entre elles les quatre tétraspores de chaque tétrade s'est certainement beaucoup accru. Il est difficile d'apprécier sur coupes, comme d'ailleurs sur écrasements, la largeur réelle de cet intervalle. L'espace qui environne les tétraspores est nécessairement occupé par des substances (formant sans doute une sorte de gel), même si cet espace paraît plus ou moins optiquement vide ; le maintien à leur emplacement initial des substances résiduelles de la plaque cellulaire en fournit une preuve, de même que l'évidente cohésion des tétraspores dans les tétrades écrasées entre lame et lamelle. Mais, chez *Oph.vulgatum* plus encore que chez les deux espèces étudiées par la suite, ces substances, probablement très hydratées, sont douées d'une plasticité telle que la disposition des tétraspores est généralement perturbée par les manipulations qui ont précédé l'observation.

Forme. Alors que la face distale des tétraspores est restée à peu près hémisphérique, le contour de leur face proximale s'est modifié. Dans la zone correspondant aux trois arêtes du trièdre initial, le cytoplasme forme maintenant une saillie triradiée de part et d'autre de laquelle il semble, par contre, s'être légèrement rétracté (Pl.3, fig.1). Cette "crête cytoplasmique proximale" est, à ce stade, relativement peu marquée ; elle est plus prononcée et étroite dans la région du pôle proximal que vers les extrémités latérales (voir Glossaire : "Rayons aperturaux") des trois arêtes. Le liseré qui bordait intérieurement le plasmalemme au stade précédent se retrouve ici au niveau de la partie médiane du sommet de la saillie (Pl.3, fig.2,3 et Pl.4, fig.1) ; il paraît avoir acquis une épaisseur et une densité plus grandes.

Paroi. Les tétrades contenues dans chacune des loges d'un synange ne sont pas toutes exactement au même stade. Ce décalage, très net au moment de la méiose des cellules-mères, beaucoup moins évident dans les très jeunes tétrades (c'est pourquoi je n'ai pas

évoqué ce phénomène plus haut), persiste, en s'atténuant, jusqu'aux dernières phases de la formation de l'exospore. Il apparaît clairement à ce stade : la couche rudimentaire qui s'organise maintenant autour des tétraspores est légèrement plus épaisse et développée dans certaines tétrades. Par contre, dans chaque tétrade, les quatre cellules-filles sont toutes exactement au même stade.

La paroi en formation possède un contraste élevé. Très irrégulière à première vue, elle présente néanmoins un certain nombre de caractères remarquables par leur constance.

La jeune paroi est toujours plus développée sur la face proximale des tétraspores que sur leur face distale (Pl.3, fig.1). D'autre part, elle ne s'organise pas de façon exactement identique en tous les points de la surface tétrasporale, de telle sorte que l'on peut distinguer trois zones essentielles : le sommet de la crête proximale, les flancs de celle-ci et les régions voisines, le reste de la surface des tétraspores (partie de la face proximale proche de l'équateur (') et face distale).

La première de ces zones se situe exactement au niveau de la portion de plasmalemme bordée intérieurement par le liseré mentionné plus haut (Pl.3, fig.2,3 et Pl.4, fig.1). Cette partie de la surface tétrasporale, large de 2 à 3 µ, est en général peu contournée. Elle est recouverte par une membrane (') formée de deux "pellicules" (') parallèles présentant des organisations différentes.

La pellicule interne possède des contours nets ; sur les coupes favorables, elle montre plus ou moins clairement une structure tripartite (Pl.3, fig.2,4). Son épaisseur, de l'ordre de 80 Å, est voisine de celle du plasmalemme.

La pellicule externe paraît constituée par la juxtaposition de granules et de très fines fibrilles, dont l'agencement suggère par endroits l'existence -très incertaine- d'une structure tripartite (Pl.3, fig.2). La densité de ces éléments va en augmentant de

---

(') - Voir Glossaire.

l'extérieur vers l'intérieur sur une épaisseur qui varie de 200 à 400 Å. La limite interne, mieux définie, de cette pellicule est séparée de la pellicule interne par un espace clair large d'environ 100 Å.

La membrane formée par les deux pellicules se prolonge au delà du sommet de la crête proximale et recouvre plus ou moins complètement toute la surface des tétraspores. Mais hors de la zone qui vient d'être étudiée, son aspect est modifié par la présence d'épaississements locaux.

Ces épaississements affectent la forme de ménisques dont la concavité est tournée vers l'extérieur (sur les sections, les ménisques ont l'aspect de petits croissants). Ils sont constitués par une substance granuleuse, très contrastée, accumulée contre la surface profonde de la pellicule interne en face de petites dépressions du plasmalemme (Pl.3, fig.3,4 et Pl.4, fig.3 en particulier). Au niveau de ces amas, la structure de la pellicule interne est généralement indistincte, et la pellicule externe est souvent très mal délimitée.

Sur les flancs de la crête proximale et dans les régions voisines, les épaississements en forme de ménisques se rejoignent plus ou moins jusqu'à former une couche continue. La plupart des coupes montrent l'existence, dans cette zone, de discontinuités de l'ensemble pellicules-ménisques : l'une des extrémités libres est souvent recourbée vers l'extérieur, tandis que l'autre extrémité, généralement peu épaissie (comme si elle s'était organisée plus tardivement), vient plus ou moins distinctement se raccorder à la face interne de la première (Pl.4, fig.1). L'observation de cette zone sur un grand nombre de coupes de tétraspores donne une impression de "désordre" trop constant pour qu'il soit possible de l'attribuer au simple hasard.

La paroi qui recouvre la région équatoriale et la face distale arrondie des tétraspores se caractérise à la fois par son épaississement moindre et par sa régularité (Pl.4, fig.3). Quand les tétraspores sont relativement "âgées", la membrane forme une nappe à peu près continue dont les sinuosités sont soulignées par les épaississements en ménisques encore bien distincts les uns des autres. Sur la

face distale des tétraspores plus jeunes, le retard d'évolution de cette face par rapport à la face proximale est tel qu'il est possible d'observer quelques zones de faible étendue où les pellicules ne sont encore que peu ou pas différenciées. Ces zones présentent un grand intérêt, car elles permettent de concevoir l'ensemble du processus de la mise en place de la paroi qui entoure maintenant les tétraspores.

Une photographie (Pl.4, fig.2) résume au mieux les observations. Selon toute vraisemblance, l'édification de la paroi commence par le rassemblement en une ligne plus ou moins régulière de granules accompagnés (ou portés par ?) de courtes fibrilles à proximité du plasmalemme tétrasporal. Ce phénomène conduit à la constitution des pellicules (il n'est pas possible de préciser si l'une -et laquelle- des pellicules s'organise en premier : la pellicule externe paraît plus étendue que la pellicule interne sur la figure indiquée, mais on observe tout aussi souvent la disposition inverse). Puis, avec un certain retard, la substance granuleuse se dépose sur la face profonde de la pellicule interne. Ce dépôt commence au niveau de points privilégiés relativement distants les uns des autres : il forme d'abord les ménisques, qui, en s'étendant, se fondent peu à peu en une couche continue.

L'élaboration des pellicules débute très probablement sur la face proximale des tétraspores, en de nombreux points à la fois. Ce phénomène gagne progressivement la région équatoriale puis la face distale des tétraspores. Il doit se former, de cette manière, un grand nombre de petits éléments de membrane qui s'étendent et se raccordent les uns aux autres : les zones non encore couvertes observées sur les faces distales paraissent se réduire "en diaphragme" à partir des surfaces voisines déjà recouvertes.

Ces éléments de membrane se raccordent bout à bout ou se chevauchent plus ou moins. Les chevauchements les plus importants se trouvent sur les flancs ou à proximité de la crête proximale, au niveau des discontinuités mentionnées plus haut ; on observe çà et

là, sur les diverses faces des tétraspores, des chevauchements moins étendus (Pl.3, fig.4). Parmi ces sortes de diverticules, ceux qui se prolongent entre le plasmalemme et la couche en voie d'épaississement doivent être très rapidement noyés dans le dépôt granuleux : on n'en trouve plus trace aux stades ultérieurs. Ceux d'entre eux qui s'étendent à l'extérieur de la couche continue doivent participer à la construction de l'édifice qui va se former par la suite.

Le processus qui vient d'être décrit présente quelques modalités particulières au niveau du sommet de la crête proximale. D'une part, il est possible que la membrane qui recouvre cette zone des tétraspores se forme d'un seul tenant : toujours est-il que je n'ai jamais trouvé trace, dans cette région, de raccords entre éléments séparés. D'autre part, bien que cette membrane s'organise sans doute assez précocement, aucun apport de substance granuleuse ne se produit, à ce stade, au niveau de la pellicule interne : cette région de la paroi paraît en quelque sorte stabilisée à un stade "juvénile".

Une indication supplémentaire, souvent vérifiée, est donnée par le cliché montrant les pellicules en cours de formation (Pl.4, fig.2) : les vésicules extra-cellulaires accolées au plasmalemme des tétraspores nues au stade précédent sont pour la plupart emprisonnées entre la paroi néoformée et le plasmalemme.

C. Mise en place du pli proximal ; organisation et consolidation de l'infrastructure feuilletée de l'exospore.

Il n'a pas encore été possible de mettre en évidence les phases de la formation de l'exospore qui suivent immédiatement celles qui viennent d'être étudiées. Pendant cette période de la sporogenèse, l'élaboration des constituants de la paroi doit être très rapide : le laps de temps séparant les stades déjà observés du plus précoce de ceux qui vont être décrits est vraisemblablement court.

Plusieurs stades ont été regroupés ici : ils représentent les phases d'une étape importante de la sporogenèse, caractérisée essentiellement par deux phénomènes de nature différente. En premier lieu,

c'est au cours de ces quelques stades que se réalise la mise en place du "pli proximal", élément essentiel de l'architecture aperturale de la spore : à peine amorcé auparavant, ce phénomène sera achevé à la fin de cette partie de la morphogenèse sporale. D'autre part, durant toute cette période, la paroi en formation présente un aspect très particulier qui, bien que s'estompant en partie par la suite, sera à l'origine de l'une des caractéristiques fondamentales de la structure de l'exospore.

Environnement. Chaque tétrade est maintenant entièrement isolée de ses voisines par des cloisons plus ou moins épaisses du tapis. Dans les premiers temps de cette période, chaque loge tétradique est à peu près sphérique. Par la suite, de petites expansions du tapis se développent en face des espaces séparant les tétraspores (Pl.7, fig.3).

Le matériel provenant des vésicules de la plaque cellulaire demeure en place, plus ou moins bien conservé, dans la région centrale des tétrades. La disparition des substances granulo-fibrillaires de la paroi spéciale s'est poursuivie : mis à part quelques membranes déchiquetées (provenant des parois des cavités observées dans la paroi spéciale des très jeunes tétrades), le milieu dans lequel baignent les tétraspores paraît, à moment donné, presque parfaitement "vide" (Pl.5, fig.1).

Cependant, les tétraspores plus âgées sont environnées d'éléments granulo-fibrillaires comparables à ceux que l'on observait initialement dans la paroi spéciale ; mais ces éléments sont disposés sans ordre, au lieu d'être organisés en travées orientées plus ou moins parallèlement à la surface des tétraspores comme l'étaient les précédents (Pl.7, fig.1,3 et Pl.8, fig.1). Il s'agit très probablement d'une substance nouvelle, dont l'apparition coïncide approximativement avec celle des expansions du tapis (les différents stades observés ont été obtenus dans des conditions de fixation et d'inclusion identiques).

Les sections de tétraspores paraissent le plus souvent séparées de cette substance par un espace clair (Pl.7, fig.1, et Pl.8, fig.1 en particulier). Cette apparence est due, très certainement, à la

contraction des tétraspores au cours de la préparation (voir plus loin). On peut admettre que, dans la réalité, la substance granulo-fibrillaire s'étend sans discontinuité jusqu'à la jeune exospore.

L'ensemble de ces remarques laisse supposer que la substance -ou du moins l'une des substances- de la paroi spéciale est progressivement éliminée -ou plus probablement utilisée- au cours des premières phases de la formation de l'exospore, et qu'un matériel nouveau est introduit dans les loges tétradiques.

Forme. Au cours des stades qui n'ont pu être observés, le pincement du cytoplasme tétrasporal au niveau de la crête proximale triradiée s'est accentué et étendu : la crête cytoplasmique est devenue plus étroite, et sa hauteur a augmenté (Pl.5, fig.1). Ce processus se poursuivant, le cytoplasme de la crête se réduit progressivement à une bande très fine (Pl.7, fig.1) et, finalement, se retire de cette zone (Pl.7, fig.2 puis Pl.8, fig.1).

La paroi en cours de formation épouse constamment les modifications du contour du plasmalemme ; elle est donc amenée à former une sorte de repli triradié de plus en plus étroit. Lors du retrait du cytoplasme, cet édifice, plus ou moins induré, reste en place et constitue ce que j'ai appelé le "pli proximal". Ce pli proximal délimite une fente étroite, fermée à son sommet et ouverte vers le cytoplasme sporal, à laquelle j'ai donné le nom de "fente aperturale".

Le pli proximal et les régions environnantes de la face proximale paraissent doués d'une rigidité suffisante pour supporter sans déformations importantes les altérations résultant des techniques de préparation. La face distale fait preuve d'une souplesse beaucoup plus grande, comme le démontrent les tétraspores fixées vers la fin de la mise en place du pli proximal ou aux stades ultérieurs. C'est en effet au cours de cette période que, du fait de la rétraction de leur vacuome en voie de développement, les tétraspores incluses commencent à paraître plus ou moins fortement déformées sur les sections (voir Ch.I, "Commentaires techniques"). Ce phénomène est déjà perceptible sur la fig.1 de la Planche 7 ; il ira en s'accentuant par la

suite, pour disparaître aux tous derniers stades de la maturation sporale.

Paroi.

1) - la paroi au cours de la mise en place du pli proximal.

Les stades décrits ici sont chronologiquement proches les uns des autres. Certains d'entre eux se rencontrent simultanément dans différentes tétrades d'un même sporange. Qui plus est, il est parfois possible d'observer deux stades très voisins, mais néanmoins distincts, en des points différents d'une tétraspore. On a déjà vu, lors de l'étude de la phase précédente, que la face proximale et la face distale de chaque tétraspore n'étaient pas, simultanément, exactement au même "stade" ; si l'on étudie très attentivement les différentes sections des rayons aperturaux d'une tétraspore, on peut constater que la partie polaire d'une aperture est plus avancée (au point de vue de sa formation) que ses extrémités latérales. Chacune des phases évolutives de l'édification d'une aperture sporale se manifeste d'abord dans la région du pôle proximal. Il est probable que les divers phénomènes de la genèse de l'exospore tout entière se déclenchent à proximité du centre de la tétrade ; ils se propagent ensuite de façon simultanée sur les faces proximales des quatre cellules-filles pour atteindre l'équateur et, finalement, le pôle distal des tétraspores. Ce fait est plus ou moins marqué d'une espèce à l'autre et suivant le phénomène considéré ; il est parfois très net, comme on le verra à plusieurs reprises au cours de cet exposé.

Au début de cette période de la sporogenèse, les tétraspores sont déjà recouvertes par une paroi relativement développée et complexe (Pl.5, fig.1). En dehors du sommet de la crête proximale, cette paroi présente deux parties nettement distinctes.

Le plasmalemme tétrasporal est recouvert par une couche continue épaisse de 1000 à 2000 Å suivant les régions. Cette couche, que j'ai appelée "couche interne" de l'exospore ("exospore interne" des spores mûres) est homogène dans sa partie profonde. Sa partie externe est formée de feuillets resserrés les uns contre les autres ; ceux-ci sont

encore bien distincts au niveau de la face distale (Pl.6, fig.3), mais déjà en grande partie soudés entre eux dans la région proximale (Pl.5, fig.2,3 et Pl.6, fig.1,2, bas des figures).

La couche interne est recouverte par un ensemble plus lâche de feuillets anastomosés entre eux et avec les feuillets de la couche sous-jacente. De façon générale, l'écartement entre les feuillets augmente progressivement de l'intérieur vers l'extérieur de la paroi : ces feuillets délimitent un grand nombre d'alvéoles, très petits en profondeur, beaucoup plus vastes à la périphérie. J'ai attribué à cet ensemble le nom de "couche alvéolée" (').

Les différents feuillets (feuillets profonds intégrés dans la couche interne et feuillets "libres" de la couche alvéolée) sont formés de la même matière que la partie profonde de la couche interne. Leur épaisseur varie de 80 à 400 Å. Ils présentent le plus souvent un aspect homogène sur les sections transversales ; par endroits, cependant, on devine une très fine ligne claire, généralement excentrée vers l'extérieur, qui les partage en deux parties d'épaisseurs inégales (Pl.6, fig.1). Parallèle à la surface externe des feuillets et séparée d'elle par un intervalle clair large de 50 à 100 Å, une ligne granuleuse, discontinue et plus ou moins bien définie, est souvent visible (Pl.6, fig.3). Egalement sur la face externe des feuillets -à l'exception, en règle générale mais non absolue, du feuillet superficiel- on trouve çà et là des sortes de verrues hémisphériques (Pl.5, fig.1 et Pl.7, fig.1). Ces verrues paraissent en continuité avec la ligne granuleuse ; elles sont séparées du feuillet proprement-dit par le même espace clair (Pl.6, fig.3).

La paroi est à la fois plus "évoluée" et plus complexe sur la face proximale des tétraspores que sur leur face distale. Sur la face

---

(') - Van Campo (1950, 1971) utilise le terme "*alvéolaire*" pour définir la structure infratectale de l'ectexine des Gymnospermes actuelles. Il doit être bien entendu que le qualificatif "alvéolé" est appliqué ici à un édifice très différent n'ayant, sur le plan structural comme sur le plan morphogénétique, aucun rapport direct avec l'ectexine des Gymnospermes.

proximale, la couche interne est plus épaisse, et sa partie superficielle feuilletée est plus compacte ; les feuillets libres sont plus nombreux, plus épais, et portent davantage de verrues. En outre, ces feuillets sont nettement plus écartés, parfois interrompus ; le feuillet superficiel, en particulier, est souvent fractionné et les extrémités libres se redressent vers l'extérieur, rappelant quelque peu les extrémités recourbées de la couche initiale au même niveau (Pl.6, fig.2). Vers la fin de la mise en place du pli proximal, les extrémités libres de ce feuillet présentent souvent de forts épaississements (Pl.7, fig.1). Ces épaississements sont comparables, en plus important, aux verrues éparses sur les feuillets ; comme ces dernières, ils sont séparés du feuillet proprement-dit par une fine ligne claire (Pl.7, fig.2).

Au voisinage du sommet de la crête proximale, les feuillets libres proches de la couche interne se raccordent à celle-ci, tandis que les feuillets plus superficiels s'affinent progressivement et s'interrompent de part et d'autre du sommet du repli.

La portion de paroi recouvrant le sommet de la crête présente, en apparence du moins, une organisation très différente. Quatre coupes de cette région (Pl.5, fig.2,3 et Pl.6, fig.1,2) montrent des étapes successives, proches les unes des autres, de la formation de la paroi à ce niveau. Ces stades peuvent se rencontrer soit dans des tétraspores d'âges différents soit, pour certains d'entre eux, dans des zones différentes d'un même tétraspore.

Dans un premier temps (Pl.5, fig.2), la couche interne, bien que continue, est très fine (80 - 100 Å) : elle correspond à la membrane qui a été observée à ce niveau au stade étudié précédemment ; cette membrane ne s'est donc pour ainsi dire pas épaissie entre-temps. Un espace très étroit la sépare du plasmalemme, lui-même toujours bordé intérieurement par le liseré hyaloplasmique déjà noté. A l'extérieur de la couche interne, séparée d'elle par un intervalle clair, s'étend une pellicule plus ou moins fragmentée, recouverte de granules disposés suivant une ligne imprécise. Cet ensemble -pellicule plus granules- est aligné, et parfois en continuité, avec les terminaisons

amincies (et présentant une organisation analogue) des feuillets qui recouvrent les côtés de la crête proximale.

La figure 3 de la Planche 5 montre un aspect quelque peu différent de cette zone. La couche interne s'est légèrement épaissie ; elle est recouverte par un feuillet très fin, continu, réunissant les extrémités de feuillets latéraux. Ce feuillet est lui-même surmonté par des fragments d'une nouvelle pellicule en voie de formation.

Sur la figure suivante (Pl.6, fig.1), le sommet de la crête est plus étroit. L'épaisseur de la couche interne s'est encore accrue ; plusieurs pellicules continues recouvrent maintenant cette couche. La jonction de ces pellicules avec les extrémités amincies des feuillets latéraux est malheureusement peu nette ici ; mais l'incidence de la coupe permet de déceler, par endroits, la structure tripartite des pellicules. La même structure tripartite apparaît également sur le flanc droit de la crête, au niveau d'une ligne sinueuse rattachée aux feuillets déjà formés : il s'agit probablement d'un nouveau feuillet en cours d'organisation.

La dernière figure (Pl.6, fig.2) représente le sommet de la crête proximale d'une tétraspore fixée peu avant l'abandon de cette zone par le cytoplasme tétrasporal. La multiplication des feuillets est définitivement terminée. Au-dessus de la couche interne, plusieurs feuillets s'étendent sans discontinuités d'un côté à l'autre de la crête. Ils sont très fins à ce niveau, mais on ne trouve plus trace ni de raccordements de part et d'autre du sommet, ni de la structure tripartite initiale.

Le nombre de ces feuillets, sans doute quelque peu variable, est difficile à préciser. Il semble que les plus internes, (un ou deux), viennent s'associer très rapidement à la couche interne. Les plus superficiels, formés en dernier (un à trois), restent distincts, du moins jusque vers la fin de la mise en place du pli proximal.

La portion de paroi qui recouvre le sommet de la crête proximale présente donc des caractères très particuliers : elle se développe avec un retard certain, et n'atteint jamais le degré de complexité et l'épaisseur acquis en tout autre point de la surface tétrasporale.

Les observations réalisées dans cette zone fournissent de précieuses indications sur le déroulement probable de l'ensemble du processus qui conduit à la mise en place de l'infrastructure de l'exospore d'*Oph. vulgatum*.

Dans un premier temps, on a vu apparaître une membrane formée de deux pellicules parallèles dont la plus interne présente une structure tripartite. Cette membrane sert de support à une substance granuleuse qui se dépose contre la pellicule interne ; au cours du dépôt de cette substance, l'organisation initiale de la membrane s'estompe plus ou moins. Cette première étape de la genèse de l'exospore a vraisemblablement pour résultat la mise en place de la couche interne.

Par la suite, l'apport de substance sur la face de la couche interne proche du plasmalemme se poursuit ; en même temps, cette substance prend un aspect plus homogène. Simultanément, de nouvelles membranes, identiques à la précédente et anastomosées avec elle, s'organisent à l'extérieur de la couche interne de l'exospore. Ces membranes s'épaississent modérément, se transformant ainsi en feuillets ; comme dans le cas de la première membrane formée, le dépôt de substance d'épaississement se produit au niveau de la pellicule interne de ces membranes et s'accompagne de la disparition plus ou moins totale de leur structure initiale.

Les premiers feuillets différenciés, proches de la couche interne, fusionnent avec celle-ci. L'épaississement de la couche interne de l'exospore est donc dû à la fois à l'apport de matériel venant s'accumuler sur sa face interne, et à l'intégration, dans sa partie superficielle, de feuillets primitivement distincts.

Les feuillets périphériques formés plus tard ne s'agglomèrent pas à la couche interne. Les verrues hémisphériques réparties à leur surface représentent vraisemblablement les éléments précurseurs d'une nouvelle étape de la sporogenèse.

La jeune paroi sporale s'est donc édifiée, selon toute apparence, grâce à un unique mécanisme se reproduisant de proche en proche de la surface des tétraspores vers l'extérieur. Ce mécanisme se subdivise toujours en deux temps principaux : il y a d'abord organisation de

systèmes de pellicules constituant des membranes, puis dépôt de substance sur ces membranes qui servent en quelque sorte d'armature. Ce dépôt entraîne à plus ou moins longue échéance la disparition de la structure initiale des pellicules ; il est très important et prolongé (ménisques puis partie profonde compacte de la couche interne) au niveau de la membrane située à proximité immédiate du plasmalemme tétrasporal ; il est plus limité, en quantité et en durée, sur les autres membranes, qui, de ce fait, deviennent et restent des feuillets relativement fins.

Certaines des membranes néoformées paraissent constituées seulement par la pellicule "interne" tripartite. Du reste, que la pellicule externe soit présente ou pas, l'épaississement qui conduit à la création des feuillets se produit à partir et autour de la seule pellicule tripartite : comme on l'a vu, les feuillets sont souvent bordés extérieurement par une ligne granuleuse, correspondant à la pellicule externe dont les caractéristiques n'ont pas, ou peu, varié au cours de l'édification des feuillets. La pellicule interne représente donc, certainement, l'élément fondamental de l'édifice feuilleté de la jeune exospore.

Un problème n'est qu'en partie résolu : il paraît probable -mais cela n'a pu être suffisamment vérifié- que les membranes qui sont à l'origine des divers feuillets (à l'exception de celles qui se sont organisées en premier) ne se forment pas isolément, mais qu'elles proviennent de l'extension des systèmes pelliculaires préexistants. Ce phénomène apparaîtra de façon beaucoup plus nette chez *Os.regalis*, espèce chez laquelle les premières phases de la multiplication des feuillets ont pu être observées.

L'espace séparant le plasmalemme et la couche interne de l'exospore est devenu très étroit et régulier. Les vésicules extra-cellulaires qui avaient été emprisonnées sous le premier feuillet de l'exospore se sont regroupées dans une ou plusieurs invaginations du plasmalemme.

2) - La paroi après la mise en place du pli proximal.

La paroi des tétraspores fixées peu après le retrait du cytoplasme hors du pli proximal présente un aspect beaucoup plus massif que lors des stades précédents (Pl.8, fig.1,3).

L'épaisseur des différents éléments de la paroi s'est notablement accrue. Cet épaississement est dû à deux phénomènes distincts. D'une part, l'apport de substance sur la face profonde de la couche interne se poursuit, augmentant l'épaisseur de la partie homogène de cette couche. D'autre part, alors que les petites verrues ont disparu (tandis que les amas plus importants formés sur les extrémités libres du feuillet superficiel dans la zone aperturale sont conservés), les deux faces des feuillets sont maintenant recouverts d'un nouveau dépôt continu. Celui-ci est constitué par une substance différente de celle qui a donné aux feuillets leur épaisseur initiale (et qui continue à s'accumuler sur la face profonde de la couche interne). Cette nouvelle substance présente généralement, sur les sections, un contraste plus faible que celui du matériel déjà en place. Elle colmate progressivement les alvéoles délimités par les feuillets. Les plus petits alvéoles, proches de la couche interne, sont, dès ce stade, à peu près comblés ; ils ne sont plus indiqués que par de courts alignements de granules sombres, résidus comprimés de la substance granulo-fibrillaire emprisonnée dans les alvéoles (Pl.8, fig.1,3).

Le pli proximal formé par la couche interne de l'exospore délimite une fente aperturale très étroite occupée par une ligne de granules sombres. La couche interne s'affine progressivement de la base au sommet du pli. Au sommet même de celui-ci, au-dessus de l'extrémité de la fente aperturale, l'épaisseur de cette couche est de l'ordre de 600 - 800 Å. Mais dans cette région, la couche interne et les feuillets périphériques restés très fins se sont intimement soudés, de telle sorte que l'organisation initiale n'est presque plus visible.

Comme dans les autres régions de l'exospore, les feuillets qui entourent le pli proximal sont enrobés par le dépôt de substance plus claire ; néanmoins, ce dépôt est très réduit, à ce stade, au niveau du sommet du pli.

D - Dernières étapes de la morphogenèse de l'exospore.

Les stades de la sporogenèse qui suivent la mise en place du pli proximal n'ont pu être observés. Cette lacune est en partie comblée par l'étude des exospores en voie de maturation : les coupes ultra-fines renseignent sur le déroulement de toute la dernière partie de la morphogenèse de l'exospore, de la même manière que les coupes stratigraphiques permettent de connaître le passé géologique d'une région.

Environnement. Au moment où l'exospore est presque complètement formée (Pl.9, fig.1, et Pl.10, fig.1), les tétraspores sont toujours réunies par quatre dans les loges tétradiques. Le tapis qui délimite ces loges est encore en place ; il suffit cependant, dès ce stade, de pressions très faibles sur le contenu des synanges pour que le tapis se désagrège et que les spores soient libérées du tissu qui les emprisonne.

En dehors des tétraspores et de quelques traînées mal délimitées rassemblées près de leur surface, les loges des tétrades semblent vides : le matériel granulo-fibrillaire signalé lors de l'étude des stades antérieurs et les vestiges des plaques cellulaires ont à peu près complètement disparu.

Forme. Sauf dans le cas où l'exospore a été déchirée accidentellement, les sections des spores immatures sont très déformées. Comme aux stades précédents, la région de la paroi proche de la zone aperturale conserve à peu près sa forme naturelle. Mais la face distale se replie au point de ne plus être séparée de la face proximale que par une mince épaisseur de protoplasme (Pl.10, fig.1). Malgré ces déformations très importantes de l'exospore, les décollements entre la cellule vivante et la paroi sont extrêmement rares ; on doit donc admettre qu'il existe une très forte cohésion entre le cytoplasme superficiel et la paroi voisine. Les spores parfaitement mûres sont

beaucoup moins déformées : leur profil est comparable à celui des spores fraîches ou acétolysées montées entre lame et lamelle.

Le pli proximal, dont la forme ne subira plus de modifications, est enrobé et recouvert par les dépôts qui s'accumulent sur l'infrastructure déjà en place. Il se forme donc à ce niveau une protubérance triradiée correspondant aux trois rayons de l'aperture de la spore ; cette protubérance a été nommée "bourrelet apertural".

Paroi. Les planches 9 à 12 présentent des stades successifs de la maturation sporale. Les spores figurées proviennent de lots distincts ; mais il n'est pas rare de rencontrer dans une inclusion des spores correspondant aux stades représentés sur deux planches voisines ; le léger décalage pouvant exister entre les tétrades d'un sporange persiste donc, bien que très atténué, jusqu'à la maturation des spores.

L'exospore a acquis une épaisseur qui varie suivant les points de 1 à 2 µ environ (Pl.10, fig.1,2) ; l'ornementation de la paroi sporale est déjà en grande partie réalisée (*Oph. vulgatum* possède une exospore sculptée dont l'ornementation est caractéristique de l'espèce).

La comparaison des régions aperturales d'une tétraspore dont le pli proximal vient de se refermer (Pl.8, fig.3) et d'une spore immature relativement jeune (Pl.9, fig.1) permet d'apprécier les transformations survenues entre ces deux stades.

La couche interne s'est légèrement épaissie, en particulier vers la base du pli proximal. Dans cette région, sa limite profonde est maintenant très sinueuse ; en outre, quelques éléments plus ou moins globuleux ("nodules"), vraisemblablement de même nature que la couche interne, paraissent isolés au sein d'un matériel plus clair qui occupe l'espace laissé libre par le retrait du cytoplasme hors de la base du pli (*). Il semble donc que les derniers apports de substance sur la face profonde de la couche interne se produisent de façon plus ou

---

(*) - J'ai donné le nom d'"amas sous-apertural" à l'ensemble des matériaux qui, chez toutes les espèces étudiées, se trouve dans la partie évasée de la fente aperturale ou juste en-dessous de cette zone (Lugar-

moins désordonnée, et tendent à réunir localement l'un à l'autre les deux bords de la couche interne au niveau de la base du pli proximal.

Les feuillets intégrés à la zone superficielle de la couche interne se confondent avec elle : seule une fine ligne plus contrastée rappelle, par endroits, l'origine complexe de la partie externe de cette couche.

Au-dessus de la couche interne, les feuillets de la couche alvéolée se détachent sur un fond plus clair. Le dépôt de substance faiblement contrastée qui les enrobe s'est poursuivi. Les alvéoles circonscrits par les feuillets sont à peu près complètement obstrués, ou du moins, pour les plus grands, très réduits. Apparemment, le contenu initial des cavités n'a été ni détruit, ni utilisé, mais simplement comprimé du fait de la diminution de l'espace disponible.

Dans les régions proches des zones aperturales où les interruptions des feuillets superficiels mettaient les cavités en relation avec le milieu externe, le dépôt a respecté les orifices préexistants (Pl.10, fig.2) : les cavités restent donc en communication avec l'extérieur.

Cette organisation appelle plusieurs remarques. L'édifice feuilleté n'a subi aucune déformation : la disposition et l'écartement des feuillets sont restés inchangés. Cet édifice a servi de gabarit et de support au dépôt de substance faiblement contrastée.

Par ailleurs, les limites des alvéoles résiduels sont à peu près parfaitement équidistantes des feuillets qui les bordaient : le dépôt s'est donc réalisé de façon indentique sur les faces des feuillets se faisant vis-à-vis.

Enfin, les petits alvéoles, situés pour la plupart en profondeur, sont réduits à l'espace occupé par leur contenu fibrillo-granulaire : le dépôt a évidemment cessé à leur niveau quand toute la place disponible a été occupée. Les parois des cavités de grande taille ont subi un dépôt manifestement plus important ; mais la persistance de ces cavités implique l'arrêt spontané du dépôt, indépendamment de l'espace disponible.

Le dépôt a été particulièrement important sur les surfaces de feuillets en contact avec le milieu externe. La substance peu contrastée

recouvrant le feuillet le plus superficiel a une épaisseur moyenne de 0,5 µ sur toute la surface de la spore (Pl.10, fig.1) ; elle est plus fine autour du sommet du pli proximal, au-dessus duquel elle est continue.

J'appellerai "strate a" cette épaisseur de matériel homogène et peu contrasté qui recouvre complètement le feuillet superficiel. Cette appellation est rendue nécessaire par la diversité des formations qui, sous des aspects légèrement différents, vont s'accumuler au-dessus de cette strate.

La "strate a" forme une couche d'épaisseur relativement constante, mais il n'en est pas de même des dépôts ultérieurs. Elle est recouverte par la "strate b" caractérisée dans sa partie profonde par un contraste plus élevé et une granulation plus marquée, alors que sa partie superficielle paraît plus claire. Cette "strate b" (en fin de formation sur la figure 1 de la Planche 9) est très fine au-dessus du pli proximal, beaucoup plus épaisse sur ses flancs. Elle est continue, mais son épaisseur est très variable d'un point à un autre, en particulier sur la face distale des spores (Pl.10, fig.1,3), où elle forme les soubassements des protubérances de l'exospore.

Au-dessus de la "strate b" apparaît un nouveau dépôt ("strate c") présentant un contraste élevé (Pl.10, fig.1,3) ; peu après sa formation, cette strate renferme par endroits des globules plus clairs lui donnant un aspect spongieux (Pl.10, fig.3 en particulier), mais elle paraîtra tout à fait homogène dans les spores mûres.

La "strate c" est très fine au sommet du pli proximal, sauf vers les extrémités latérales des bras aperturaux. Elle est continue et relativement fine sur les flancs du pli et sur les parties peu accidentées de la face proximale (Pl.10, fig.1). Par contre, elle constitue des amas disjoints et plus ou moins épais sur les redans des zones péri-aperturales (Pl.10, fig.2) et surtout sur les proéminences formées par la "strate b" sur la face distale (Pl.10, fig.1,3). Ce dernier dépôt parachève l'édification de l'ornementation de l'exospore.

Dans les tout derniers stades de sa formation, l'exospore est recouverte d'un liseré continu très clair ("strate d"). Il est difficile de préciser si ce liseré provient d'un nouveau dépôt, ce qui est probable, ou d'une différenciation superficielle des matériaux déjà en place. Il apparaît initialement sous la forme d'une bande à peu près lisse large de 600 à 800 Å (Pl.11, fig.1), parfois plus épaisse au-dessus des protubérances du relief de la face distale. Mais en fin de maturation sa surface présente de petites aspérités arrondies, abondantes surtout au niveau des parties saillantes de l'exospore (Pl.12, fig.2).

L'épaisseur de l'exospore diminue légèrement au cours de la fin de la maturation sporale ; les proportions exactes de ce phénomène sont très difficiles à évaluer. En outre, dans beaucoup de cas, on ne retrouve plus sur les coupes d'exospores mûres les variations de contraste qui permettent en particulier de situer les "strates a, b..." dans les spores immatures. Mais cette uniformisation du contraste est très variable d'une spore à l'autre.

E - Formation de la périspore.

Au moment de l'édification de la "strate c" à la surface de l'exospore, on observe par endroits au voisinage des spores les fragments discontinus d'une sorte de traînée granuleuse (Pl.10, fig.2). Ces fragments épars deviennent plus denses, s'étendent et se raccordent entre eux. Chaque spore se trouve ainsi entourée d'une enveloppe continue qui forme à ce stade, sur les sections ultra-fines, de larges ondulations sans contacts étendus avec l'exospore. Cette enveloppe paraît constituée de fibrilles orientées tangentiellement, serrées en profondeur, plus lâches et parfois redressées dans la zone superficielle (Pl.11, fig.1,2).

Lorsque la maturation de l'exospore se termine, cette couche se transforme rapidement. La périspore "mûre" forme une couche continue, épaisse de 250 Å . Elle porte sur toute sa surface externe des épines

hautes de 1 000 Å en moyenne. Sa surface interne est lisse en face des zones de l'exospore où celle-ci est elle-même lisse (Pl.12, fig.1, 3) ; par contre, dans les régions où la surface de l'exospore porte des excroissances arrondies, la périspore présente de petites expansions moulées sur ces verrues (Pl.12, fig.2).

Les différents éléments de la périspore ont un aspect finement grenu, plus ou moins obscurément fibrillaire. La trame de cette couche est très probablement constituée de fibrilles très fines et serrées, disposées en faisceaux plus ou moins imbriqués, comme le suggèrent les coupes tangentielles (Pl.12, fig.5), ou les coupes transversales de périspores provenant de spores ayant subi un séjour prolongé sur milieu gélosé humide (Pl.12, fig.4).

Les expansions de la périspore qui se moulent autour des verrues de la surface exosporale semblent assurer dans une certaine mesure la cohésion des deux parois. La périspore mûre est très probablement, dans les conditions normales, plaquée sur l'exospore, mais les techniques de préparation provoquent le décollement de la périspore ; ce décollement est très courant au niveau des surfaces lisses de l'exospore, alors que les deux parois restent en général en contact dans les régions où elles sont plus intimement imbriquées.

La surface externe de la périspore porte çà et là des éléments présentant le plus souvent une structure lamellaire : il s'agit certainement de résidus du tapis imparfaitement décomposés (Pl.12, fig.3).

F. Formation de la pseudo-endospore.

Le plasmalemme de la cellule sporale reste en contact avec la couche interne de l'exospore jusqu'à ce que cette paroi ait acquis une grande partie de son épaisseur (Pl.9, fig.1). Au moment de la mise en place de la "strate c", on observe par endroits entre le plasmalemme et l'exospore de petits amas granuleux sombres (Pl.10, fig.2). Ces amas se multiplient et forment rapidement une couche continue qui

isole le cytoplasme de l'exospore (Pl.11, fig.1,3). L'épaisseur de cette couche ne dépasse généralement pas 1200 Å. Elle semble constituée de deux matériaux distincts : des granules et des fibrilles sombres sont plus ou moins densément et régulièrement répartis dans une substance très claire.

J'ai donné à cette paroi le nom de "pseudo-endospore", car elle ne constitue vraisemblablement pas l'endospore proprement-dite (voir page 60).

STRUCTURE DES PAROIS DE LA SPORE MURE D'*OPHIOGLOSSUM VULGATUM*.

La structure des parois de cette spore a été mise en évidence en même temps qu'expliquée au cours de l'étude de leur formation. Il semble néanmoins utile de souligner les principaux caractères structuraux de chaque paroi à l'état mûr, c'est-à-dire telle qu'elle peut être observée sur des spores libérées naturellement des sporanges. L'étude de spore acétolysées permettra de confirmer la validité de ces caractères.

A - L'exospore.

1 - L'exospore hors de la zone aperturale.

Cette paroi doit être subdivisée en trois couches distinctes.

a) - L'exospore interne.

Elle correspond à ce qui a été appelé "couche interne" au cours de l'étude de la morphogenèse des parois. Elle est caractérisée par son homogénéité : aux grandissements de l'ordre de x 50.000, elle apparaît compacte, finement grenue et parfaitement continue. La limite interne de cette couche est le plus souvent lisse, parfois légèrement sinueuse. Sa limite externe, mal définie, peut-être située au niveau des alignements granulaires les plus profonds marquant les emplacements des petites cavités de la couche alvéolée (voir ci-après).

L'exospore interne est plus fine sur la face distale des spores (0,1 µ environ) que sur leur face proximale où son épaisseur peut atteindre et dépasser 0,2 µ.

b) L'exospore moyenne.

Cette couche (correspondant à la "couche alvéolée") se caractérise par son architecture feuilletée, ou, du moins, par sa structure alvéolée. En effet, si la présence des feuillets est parfoïs difficile à déceler, les alvéoles délimités initialement par ces feuillets peuvent toujours être reconnus. Les plus grands d'entre eux n'ont pas été entièrement comblés. L'emplacement des plus petits est indiqué par la présence de granules alignés à peu près parallèlement à l'exospore interne. Ces granules sont le résidu, comprimé mais parfaitement conservé dans les spores mûres, du matériel qui occupait primitivement les alvéoles ; ils sont toujours distincts de la substance constituant la paroi environnante, et généralement très sombres.

Comme indiqué plus haut, la limite interne de l'exospore moyenne est donc marquée par les alignements de granules les plus profonds. Vers l'extérieur, sa limite idéale se situe au niveau du feuillet le plus périphérique, ou du moins au delà des alvéoles les plus proches de la surface de l'exospore. Hors des régions proches de l'aperture, cette limite externe dessine de légères ondulations sans rapports avec l'ornementation de la paroi. Au voisinage du bourrelet apertural, elle présente -du fait de la disposition particulière du feuillet superficiel à ce niveau- un contour plus tourmenté qui se reflète dans la configuration du relief exosporal ; en outre, certains alvéoles s'ouvrent vers l'extérieur par des fissures plus ou moins béantes.

Par ailleurs, les coupes de la région péri-aperturale montrent parfois, en bordure de l'exospore moyenne, des amas présentant une granulation plus grossière que celle du matériel environnant (Pl.11, fig.1) : ces amas sont constitués par les substances qui se sont accumulées sur les extrémités libres du feuillet superficiel au moment de la mise en place du pli proximal.

L'épaisseur de l'exospore moyenne est de l'ordre de 0,3 - 0,4 µ sur la face distale, souvent près de deux fois plus grande sur la face proximale.

Les alvéoles de grande taille renferment un matériel granulaire qui, bien que moins concentré, est identique à celui qui se trouve comprimé dans les plus petits d'entre eux. De façon générale, ces alvéoles ont des dimensions plus faibles sur la face distale que sur la face proximale. Les alvéoles les plus importants sont toujours situés près de la base du bourrelet apertural.

Bien que cela soit difficile à mettre en évidence, il est à peu près certain que les divers alvéoles de l'exospore moyenne, des plus grands à ceux qui sont réduits à l'espace occupé par les granules concentrés, sont reliés entre eux. Il y a donc, dans cette couche de la paroi, un réseau creux extrêmement complexe. Ce réseau est très ténu par endroits, surtout au voisinage de l'exopore interne.

Quelques-uns des alvéoles proches de la région aperturale sont largement ouverts vers l'extérieur ; les autres n'atteignent pas directement la surface, mais communiquent néanmoins avec le milieu externe par des fissures ou des canaux plus ou moins étroits. Le réseau de cavités qui parcourt l'exospore moyenne est donc en relation directe avec le milieu extra-exosporal dans les régions voisines de l'aperture. Il peut exister également, dans les autres zones de la paroi, des canaux très fins qui traversent l'exospore externe et font communiquer les alvéoles avec l'extérieur. Mais ces canaux ont été observés très rarement chez *Oph. vulgatum* ; ils sont beaucoup plus abondants chez d'autres espèces.

c) - L'exospore externe.

Elle est formée par l'ensemble des "strates a, b, c, d" décrites au cours de l'étude de la genèse de l'exospore. Elle s'étend, sur les coupes, du feuillet superficiel de l'exospore moyenne jusqu'à la surface externe de l'exospore. Elle montre une texture homogène, finement grenue sur toute son épaisseur. Les différences de contraste entre les diverses strates sont plus ou moins intenses dans les exospores d'un même lot de spores mûres traitées de façon identique.

En dehors des zones proches du bourrelet apertural, la face proximale des spores est moins densément et moins profondément

sculptée que la face distale. Sur cette dernière, l'épaisseur de l'exospore externe est de l'ordre de 0,5 µ entre les protubérances du relief, et égale ou parfois supérieure à 1 µ au niveau de celles-ci. Sur la face proximale, l'épaisseur moyenne de cette couche est voisine de 0,5 µ.

L'exospore externe constitue donc une partie importante de l'épaisseur de la paroi sur la face distale des spores, tandis qu'elle est relativement peu épaisse par rapport à l'ensemble des deux autres couches sur la face proximale. D'autre part, en dehors de la zone péri-aperturale où le modelé du relief superficiel dépend plus ou moins de la disposition des feuillets de l'exospore moyenne, elle forme seule l'ornementation exosporale sans qu'il y ait, apparemment du moins, de corrélation entre la répartition des éléments ornementaux et l'agencement des couches sous-jacentes.

Les coupes ultra-fines n'ont pas permis de mettre parfaitement en évidence la disposition des fissures de la face proximale des spores. Il est probable qu'elles s'allongent à peu près parallèlement aux rayons de l'aperture, et que les plus importantes d'entre elles se situent au voisinage du pôle proximal. Ce problème devrait être résolu aisément par l'étude des spores d'*Oph. vulgatum* au moyen du microscope électronique à balayage.

L'existence de trois couches distinctes dans l'exospore de cette espèce est hors de doute ; mais la délimitation précise de ces couches s'avère difficile dans les spores mûres. Il est évident que les limites proposées ici peuvent paraître arbitraires. Comme on l'a vu, la zone externe de l'exospore interne est formée de feuillets identiques à ceux qui constituent l'armature de l'exospore moyenne. Par ailleurs, la partie profonde de l'exospore externe ("strate a") a la même nature que la substance qui remplit plus ou moins complètement les espaces séparant les feuillets de l'exospore moyenne.

L'intérêt essentiel de ces limites réside dans le fait que, en pratique, elles seules sont perceptibles lors de l'étude de spores mûres sur les sections ultra-fines.

2 - Le bourrelet apertural.

Il forme une saillie triradiée sur la face proximale de l'exospore ; le point de jonction de ses trois rayons correspond au pôle proximal des spores. Sa hauteur moyenne, mesurée à partir de la surface interne de l'exospore, est de l'ordre de 3 µ ; elle est un peu plus grande au voisinage du pôle proximal, et s'atténue progressivement près des extrémités latérales des rayons aperturaux. Les flancs du bourrelet sont en général légèrement convexes et dépourvus d'aspérités importantes. Le sommet du bourrelet est arrondi sur la plus grande longueur des rayons de l'aperture ; il est légèrement pincé dans la région du pôle proximal.

Le bourrelet apertural est constitué par l'ensemble des trois couches de l'exospore définies plus haut. Toutes trois sont continues à ce niveau comme sur les diverses faces des spores, mais chacune présente dans cette zone une organisation particulière.

L'exospore interne dessine un repli saillant (le pli proximal) qui délimite une fente (la fente aperturale) interrompue vers l'extérieur par le sommet du pli. La fente aperturale est généralement très étroite dans sa partie supérieure, plus ou moins évasée près de son extrémité interne qui s'ouvre vers le contenu sporal.

L'exospore interne est relativement fine au dessus et de part et d'autre du sommet de la fente aperturale (600 - 800 Å). Son épaisseur augmente progressivement vers la base du pli proximal. A la base même du pli, elle est le plus souvent particulièrement épaisse (0,3 à 0,4 µ) (*). En outre, dans cette zone, sa surface interne est très irrégulière et présente un aspect moutonné. Quelques "nodules" sans formes précises, montrant des propriétés analogues à celles de la

---

(*) - Dans toutes les spores de Filicinées qui ont pu être observées, la base du pli proximal est l'endroit où l'exospore interne atteint sa plus grande épaisseur. Cette épaisseur sera prise comme critère de comparaison au cours des descriptions ultérieures : la base du pli est la région la plus caractéristique et la plus aisée à situer avec précision sur les coupes ultra-fines.

substance qui constitue l'exospore interne, sont épars dans l'évasement de la fente ; ces nodules se réunissent parfois en un "pont" joignant les deux côtés de la base du pli.

C'est généralement sur les côtés de la base du pli proximal que l'on peut le plus aisément déceler la structure feuilletée de la zone superficielle de l'exospore interne.

L'exospore moyenne est très épaisse de part et d'autre de la base du pli proximal ; cette région renferme en général des alvéoles de grande taille. A mi-hauteur du pli, l'épaisseur de l'exospore moyenne diminue sensiblement. Près du sommet et au-dessus du pli proximal, les feuillets de cette couche, peu nombreux et resserrés autour de l'exospore interne, se confondent pratiquement avec cette dernière ; dans les cas les plus favorables, des alignements parallèles de petits granules intercalés entre les feuillets permettent de dénombrer ces derniers.

L'exospore externe, plus ou moins épaisse de part et d'autre de la partie inférieure du pli, s'amincit vers le sommet de celui-ci. Au sommet du bourrelet, son épaisseur est en moyenne de 0,2 à 0,3 µ au-dessus des feuillets de l'exospore moyenne qui recouvrent le sommet du pli proximal. Vers les extrémités des rayons aperturaux, elle devient de plus en plus épaisse au-dessus du pli dont la hauteur diminue.

3 - L'exospore acétolysée.

Les coupes de spores acétolysées et simplement colorées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb présentent un contraste faible et peu nuancé. Les spores traitées par le permanganate de potassium entre l'acétolyse et l'inclusion fournissent des coupes beaucoup plus instructives.

Les trois couches de l'exospore résistent à l'acétolyse ; il semble cependant que ce traitement provoque une légère augmentation des dimensions des alvéoles de l'exospore moyenne. L'aperture conserve parfois sa forme normale (Pl.13, fig.1) mais elle est souvent distendue (phénomène bien connu en microscopie photonique) : la fente

aperturale s'ouvre largement vers l'intérieur de la spore ; tantôt les deux côtés du bourrelet apertural restent joints à leur sommet (Pl.13, fig.2), tantôt l'exospore se déchire à ce niveau.

L'exospore interne est moyennement contrastée. Les nodules qui comblent en partie l'évasement de la base de la fente aperturale sont bien conservés et présentent un contraste identique (Pl.13, fig.1) : la substance qui les constitue est donc certainement de même nature que l'exospore interne.

Les feuillets de l'exospore moyenne ont eux aussi un contraste comparable à celui de l'exospore interne. Ils sont assez bien identifiables dans la région du sommet du pli proximal, malgré leur grande finesse à ce niveau (Pl.13, fig.2).

La substance qui remplit en partie les espaces séparant les feuillets est plus sombre que ces derniers. Dans certaines spores, la bordure des alvéoles présente, par contre, un contraste faible (la même constatation peut être faite sur les coupes de quelques spores non acétolysées...).

Le contraste de l'exospore externe est analogue à celui de la substance qui enrobe les feuillets de l'exospore moyenne. Cette couche présente souvent -mais pas toujours- une zonation due à des variations de la densité des grains d'oxyde de manganèse (Pl.13, fig.3). Cette zonation est approximativement superposable aux "strates a, b, c, d" décrites au cours de l'étude de la sporogenèse.

B - La périspore.

La périspore mûre forme une couche ininterrompue qui recouvre complètement l'exospore. Elle est très fine (250 Å) et porte sur toute sa surface externe des épines serrées hautes de 1000 Å. Sa surface interne est, suivant les points, lisse ou garnie de petits diverticules moulés sur les aspérités de la surface de l'exospore. Elle est normalement plaquée contre l'exospore, mais elle s'en détache facilement et, très fragile, se déchire souvent.

La périspore est constituée de fibrilles très fines groupées en faisceaux plus ou moins bien définis. Cette structure est souvent peu visible : la périspore présente fréquemment une texture grenue plus ou moins régulière due, semble-t-il, à l'accumulation de petits granules sur les fibrilles.

La périspore est acéto-résistante (Pl.13, fig.2,3,4) ; après acétolyse, sa structure fibrillaire apparaît nettement aux grandissements suffisamment élevés (Pl.13, fig. 2,4).

C - La pseudo-endospore.

La couche de substance qui isole complètement la cellule sporale de l'exospore a une épaisseur de 0,1 à 0,15 µ. Elle est constitué de granules et de fibrilles sombres inclus dans une substance plus claire. Elle est détruite par l'acétolyse (ainsi que la substance qui environne les nodules acéto-résistants dans la partie évasée de la fente aperturale).

Bien que je ne puisse pas préciser de façon formelle la valeur de cette paroi (n'ayant pas, jusqu'ici, réussi à faire germer correctement des spores d'*Oph. vulgatum*), je l'ai appelée "pseudo-endospore" et non "endospore" : elle présente en effet de nombreuses analogies avec la pseudo-endospore des spores d'*Os. regalis*, ainsi nommée parce qu'elle n'est pas l'endospore proprement dite, comme l'étude de la germination chez cette dernière espèce m'a permis de le vérifier (cf. Ch.III).

STRUCTURE DES PAROIS DES SPORES MURES (NON ACETOLYSEES) DE QUELQUES AUTRES ESPECES DE FILICINEES EUSPORANGIEES.

A - Ophioglossales.

1 - *Ophioglossum lusitanicum* L. (Pl.14).

Les spores de cette espèce ont été récoltées dans une station

de Banyuls (Pyrénées Orientales).

L'exospore présente un relief plus tourmenté que celle d'*Oph. vulgatum*. Le bourrelet apertural lui-même porte des protubérances verruqueuses qui lui donnent un aspect dissymétrique sur les coupes transversale (Pl.14, fig.1).

L'exospore interne est comparable à celle d'*Oph. vulgatum*, bien qu'un peu plus épaisse.

L'exospore moyenne est bien développée. Plusieurs feuillets resserrés et plus ou moins confondus avec l'exospore interne recouvrent le sommet du pli proximal (Pl.14, fig.2).

L'exospore externe est très épaisse et très sculptée. Cette couche est traversée par de nombreuses petites perforations réparties sur les diverses faces des spores : il y a chez *Oph. lusitanicum* une grande quantité de fins canaux reliant les alvéoles de l'exospore moyenne à la surface de l'exospore.

La périspore a un aspect et une structure comparables à ceux de la périspore d'*Oph. vulgatum* (Pl.14, fig.3). Elle est formée d'une couche continue très fine portant des épines hautes de 0,1 µ. La couche continue et les épines sont constituées de fibrilles enchevêtrées.

La pseudo-endospore est présente dans les spores mûres d'*Oph. lusitanicum* (elle a été arrachée au cours de la confection de la coupe présentée sur la figure 1 de la Planche 14).

2 - *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (Pl.14).

Les spores étudiées ont été prélevées sur des échantillons appartenant à l'herbier Cl. Leredde, récoltés en 1955 à Bonneval (Savoie).

L'exospore interne est un peu plus fine que celle des *Ophioglossum* étudiés, surtout sur la face distale des spores (2000 - 3000 Å à la base du pli proximal, 600 - 800 Å au niveau de la face distale).

L'exospore moyenne est peu épaisse dans la région équatoriale et sur la face distale des spores, mais bien développée près de la base du pli proximal (Pl.14, fig.4). La plupart des coupes favorables ont permis d'observer seulement deux -et parfois un seul- feuillets

distincts passant au-dessus du sommet du pli proximal : leur présence à ce niveau est indéniable, mais leur nombre paraît plus réduit que chez *Ophioglossum*.

L'exospore externe représente une très grande partie de l'épaisseur totale de la paroi. Le bourrelet apertural est peu proéminent ; sur certaines coupes, son sommet (plus saillant, en général, qu'il ne l'est sur la figure proposée) paraît enfoncé entre deux éminences formées par l'exospore externe. Cet aspect est dû au fait que la protubérance du bourrelet est large et peu marquée dans cette espèce ; en outre, cette protubérance porte deux files de verrues disposées de part et d'autre du plan médian des rayons aperturaux.

La périspore, normalement plaquée sur l'exospore, s'en détache facilement. Son épaisseur est de l'ordre de 0,1 µ. Elle porte sur sa face externe des expansions grossièrement hémisphériques, irrégulièrement réparties (Pl.14, fig.5). Elle est formée de fibrilles entremêlées.

La pseudo-endospore est généralement un peu plus épaisse que chez *Oph. vulgatum*.

B - Marattiales.

1 - *Angiopteris hypoleuca* Miq. (Pl.15).

Ces spores m'ont été aimablement envoyées en 1969 par le Directeur des Jardins Botaniques Royaux de Kew.

Ce sont des spores trilètes, subglobuleuses à l'état mûr ; elles ont une exospore fine (0,5 µ) ornementée de verrues hémisphériques hautes de 0,2 à 0,3 µ (Pl.15, fig.3). Le bourrelet apertural est bien marqué. (Pl.15, fig.1).

L'exospore interne est fine : son épaisseur est de l'ordre de 0,1 µ au niveau de la base du pli proximal.

L'exospore moyenne est très peu développée. Sur la face distale, les alvéoles de cette couche sont extrêmement réduits, et indiqués seulement par les alignements granulaires sombres correspondant au

matériel initialement emprisonné entre les feuillets (Pl.15, fig.3). Dans la zone aperturale, les alvéoles importants sont rares (Pl.15, fig.2). Les feuillets sont peu nombreux, peu écartés de l'exospore interne ; bien qu'ils recouvrent incontestablement le sommet du pli proximal, leur nombre est très réduit à ce niveau (Pl.15, fig.2).

L'exospore externe représente l'essentiel de l'épaisseur de la paroi ; elle constitue les excroissances de l'ornementation. Cette couche est traversée par des canaux très fins à peu près perpendiculaires à la surface de la paroi (Pl.15, fig.3). Les canaux sont particulièrement abondants et souvent plus larges au niveau de la base du bourrelet apertural qu'ils traversent en oblique (Pl.15, fig.1). Ces divers canaux relient les alvéoles de l'exospore moyenne à la surface externe de la paroi.

La périspore d'*A. hypoleuca* est formée de deux couches continues, indépendantes l'une de l'autre. Ces deux couches sont séparées par une nappe de nature différente, mal délimitée et plus ou moins discontinue.

L'épaisseur de chacune des deux couches principales de la périspore est variable et peut atteindre 0,2 à 0,3 µ (Pl.15, fig.1,3, 4). La surface externe de la couche superficielle porte des verrues, parfois presque globuleuses et pédicellées, irrégulièrement réparties ; quelques verrues identiques se rencontrent çà et là sur l'autre face de cette couche. La couche interne est lisse sur ses deux faces.

Les deux couches et les verrues ont une texture finement grenue ; la couche interne présente généralement une opacité électronique plus forte. La couche externe est simple ; la couche interne est partiellement clivée en deux parties d'épaisseur inégale : la ligne de séparation est toujours plus proche de la surface externe de la couche (Pl.15, fig.3,4).

Dans les conditions normales, la couche interne de la périspore est probablement appliquée sur l'exospore sans qu'il y ait d'adhérence très forte entre les deux parois. La couche externe doit être plus ou moins étroitement moulée sur la couche interne, tout en étant isolée de cette dernière par la nappe de substance intermédiaire.

La pseudo-endospore est très peu développée. Elle est essentiel-

lement représentée par un étroit amas de granules sombres concentrés sous le bourrelet apertural, en-dessous de l'amas sous-apertural (cet amas a été arraché sur les coupes des fig.1 et 2 de la Pl.15). Dans les autres régions des spores, elle est réduite à une fine pellicule granuleuse, apparemment discontinue (Pl.15, fig.3).

2 - *Marattia fraxinea* Sw. (Pl.16).

(Jardins Botaniques Royaux de Kew, 1969).

Ces spores, bien que monolètes, sont peu allongées et ont une forme presque globuleuse. L'exospore, ornementée de protubérances peu marquées, est fine : son épaisseur totale, au niveau des protubérances les plus développées, est de l'ordre de 0,6 µ. Le bourrelet apertural paraît massif par rapport à l'ensemble de l'exospore ; son sommet est généralement arrondi.

L'exospore interne est relativement épaisse comparativement à l'épaisseur totale de la paroi (plus de 0,1 µ à la base du pli proximal). Les "nodules" de même nature que l'exospore interne sont abondants dans l'extrémité évasée de la fente aperturale.

L'exospore moyenne est réduite. Ses feuillets sont très peu nombreux sur la face distale et sur les flancs des spores ; ils sont confondus avec l'exospore interne et ne s'en détachent qu'en quelques points (Pl.16, fig.2). Les feuillets sont mieux individualisés sur la face proximale et surtout de part et d'autre du pli proximal ; mais même dans cette région, les alvéoles sont peu nombreux et de petite taille (Pl.16, fig.1,3,4). Il est probable qu'un seul feuillet -très difficile à distinguer sur la plupart des coupes- recouvre le sommet du pli proximal.

L'exospore externe est perforée de nombreux petits canaux sur les flancs du bourrelet apertural. Ces canaux sont rares en dehors de cette zone.

La périspore est constituée d'une seule couche continue, dont l'épaisseur varie de 400 à 900 Å suivant les spores. Les deux faces de cette paroi sont lisses. Elle est clivée par endroits en deux

parties d'épaisseur inégale : la ligne de clivage est plus proche de la face interne de la paroi que de sa face externe (Pl.16, fig.2,3). Une très fine nappe de substance, qui rappelle celle qui sépare les deux couches de la périspore d'*A. hypoleuca*, est emprisonnée entre l'exospore et la périspore (Pl.16, fig.2,3,4) ; cette nappe est souvent accolée à l'une ou l'autre des parois.

La pseudo-endospore est très fine mais continue autour du contenu sporal de la plupart des spores observées (Pl.16, fig.2) ; elle s'épaissit légèrement sous le bourrelet apertural (Pl.16, fig.4).

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

CHAPITRE III

ETUDE DES PAROIS DE SPORES D'OSMUNDALES

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

Formation des parois sporales d'Osmunda regalis.

§- Formation de l'exospore. Processus général comparable à celui de la formation de l'exospore chez *Oph. vulgatum* (cf. Ch.II).

Mais la couche interne de l'exospore est réduite à un seul feuillet au sommet de l'édifice apertural, tandis que la couche moyenne s'interrompt de part et d'autre de cette région.

§- Formations (simultanées) de la périspore et de la pseudo-endospore, postérieures à la formation de l'exospore.

- périspore comprenant : une couche continue très fine ; des épines groupées sur les sommets du relief exosporal ;

- pseudo-endospore analogue à celle d'*Oph. vulgatum*.

§- Formation de l'endospore : différée jusqu'à la germination sporale.

Structure des parois sporales mûres d'Os. regalis.

Les principales particularités structurales de ces parois se retrouvent dans les spores mûres. Mais il est généralement difficile de localiser l'infrastructure feuilletée de l'exospore.

Structure des parois sporales chez d'autres espèces de ce groupe.

Les spores étudiées chez trois espèces de *Leptopteris* montrent une structure très proche de celle des spores d'*Os. regalis*.

FORMATION DES PAROIS DE LA SPORE D'*OSMUNDA REGALIS* L.

Les principales étapes de la formation de l'exospore des spores d'*Osmunda regalis* L. ont été brièvement décrites dans une note préliminaire (Lugardon 1969). La genèse et la structure de cette paroi, ainsi que celle des autres parois sporales d'*Os. regalis* -non encore décrites- seront étudiées ici de façon plus détaillée.

Une partie des sporanges observés a été prélevée sur des Osmondes végétant en pleine terre à Toulouse. Ces plantes sont originaires de la région orientale des Landes de Gascogne. Transplantées depuis plus de dix ans, elles se développent normalement et produisent chaque année des spores viables. De nombreux sporanges provenant de stations spontanées de la forêt landaise ont également été étudiés ; les résultats obtenus à partir des différents lots de matériel sont identiques.

A. Les tétrades, entre la fin de la cytocinèse des cellules-mères et l'apparition des premiers éléments de l'exospore.

Sauf dans quelques cas visiblement aberrants, les très nombreuses tétrades contenues dans un sporange présentent toutes les mêmes caractères : les étapes successives de la sporogenèse se déroulent donc simultanément dans les diverses tétrades d'un même sporange. Cette synchronisation à peu près parfaite persistera jusqu'à la maturation des spores.

Environnement. Les jeunes tétrades sont légèrement écrasées les unes contre les autres. A ce stade, la pénétration du tapis à travers le tissu sporogène est très limitée.

La paroi spéciale qui délimite chaque tétrade a une épaisseur de 1 à 2 µ. Apparemment très plastique, elle est relativement fine au niveau des zones où les tétrades sont comprimées l'une contre l'autre, et beaucoup plus large là où les pressions sont plus faibles (Pl.17, fig.1). Elle semble constituée de fibrilles très fines,

anastomosées en réseau et portant çà et là des granules fortement contrastés (Pl.18, fig.1) ; les fibrilles sont plus ou moins distinctement orientées parallèlement à la surface des tétraspores.

Au voisinage de la face distale des tétraspores et sur la majeure partie de l'épaisseur de la paroi spéciale, le réseau fibrillaire est plus ou moins lâche en fonction des pressions subies par la paroi. Dans la région périphérique de la paroi, le réseau plus dense et plus fourni en granules forme une frange épaisse de 600 à 1000 Å. Cette frange est séparée du tapis, ou de la paroi spéciale des tétrades voisines, par un espace plus ou moins important, parcouru par un réseau extrêmement lâche de fibrilles (Pl.18, fig.1).

Les tétraspores de chaque tétrade sont isolées l'une de l'autre par une paroi large de quelques milliers d'Angstroems, constituée par un réseau fibrillaire lâche analogue à celui qui forme l'essentiel de la paroi spéciale enveloppant la tétrade. Une ligne discontinue de fibrilles et de granules plus fortement contrastés occupe la région médiane de la paroi intersporale (Pl.17, fig.1,2) ; ce matériel particulier était initialement inclus dans les vésicules de la plaque cellulaire de cellule-mère.

Forme des tétraspores. Comme chez *Oph. vulgatum* (les spores d'*Os. regalis* sont également des spores trilètes), la face proximale des tétraspores affecte la forme d'un trièdre écrasé. Les trois arêtes correspondant aux lignes de contact des trois plans de cette face sont peu marquées. La face distale est approximativement hémisphérique.

Surface des tétraspores. Le plasmalemme des tétraspores est directement en contact avec la paroi spéciale. Il forme çà et là de petites saillies plus ou moins aigües (Pl.17, fig.1 à 4), dues peut-être à un artefact de préparation. On peut cependant supposer que certaines de ces petites évaginations représentent les traces de "ponts" ayant réuni les cellules-mères (Lugardon 1968) et, plus tard, les tétraspores à la fin des cytocinèses successives ; les plus petites d'entre elles sont, pour leur part, certainement liées au

phénomène d'émission de vésicules hors du cytoplasme tétrasporal (cf. Chapitre V.).

On trouve en effet sur les différentes faces des tétraspores des amas plus ou moins importants de petites vésicules (Pl.17, fig.3), analogues aux "vésicules extra-cellulaires" observées à la surface des jeunes tétraspores d'*Oph. vulgatum*. Ces vésicules sont généralement globuleuses, plus rarement tubulaires. Elles représentent le seul type d'éléments observé sur la surface externe des tétraspores d'*Os. regalis* avant l'apparition du matériel exosporal.

Au niveau des trois arêtes émoussées de la face proximale des tétraspores, un liseré de hyaloplasme plus dense borde intérieurement le plasmalemme. Ces zones particulières du cytoplasme tétrasporal, à partir desquelles s'organisera ultérieurement l'édifice apertural, sont en outre caractérisées par la présence constante d'une nappe du reticulum endoplasmique (Pl.17, fig.2). Cette nappe s'étend parallèlement au plasmalemme ; elle en est distante d'environ 0,1 µ et est séparée du liseré hyaloplasmique dense par une faible épaisseur de hyaloplasme apparemment banal. Elle conservera cette position jusqu'à la mise en place du pli proximal.

B. Apparition de la crête cytoplasmique proximale ; ébauche de l'infrastructure feuilletée de la future exospore.

Environnement. La pénétration du tapis entre les tétrades se poursuit lentement.

Le diamètre des jeunes tétrades s'accroît notablement. L'augmentation de volume est due essentiellement au développement de la paroi spéciale. Celle-ci s'est épaissie quelque peu à la périphérie des tétrades, mais l'apport de matériel nouveau est surtout important entre les quatre cellules-filles : chaque tétraspore est peu à peu séparée des trois autres par une paroi dont l'épaisseur atteint 3 à 4 µ (Pl.19, fig.1). Le matériel néoformé est identique à celui qui constitue la paroi préexistante. Le contenu des vésicules de la plaque cellulaire conserve sa position initiale : il forme, sur les

coupes, une ligne plus dense qui partage la paroi intersporale en deux parties d'épaisseurs à peu près égales.

La frange superficielle de la paroi spéciale est encore bien définie au moment où s'organisent les premiers éléments de la paroi sporale. Par la suite, -comme chez *Oph. vulgatum*, bien que plus tardivement- la densité du réseau fibrillaire qui constitue cette frange va diminuer. L'espace séparant le tapis des faces distales des tétraspores présentera alors un aspect uniforme sur toute son épaisseur (Pl.20, fig.6).

Forme. Tandis que les tétraspores de chaque tétrade s'éloignent les unes des autres, le contour de leur face proximale se modifie lentement : la crête cytoplasmique proximale se dessine peu à peu au niveau des trois arêtes du trièdre initial. Elle forme d'abord une légère saillie triradiée au pôle proximal, puis s'étend progressivement le long des arêtes. D'après l'ensemble des préparations réalisées, cette proéminence cytoplasmique est généralement peu accentuée; elle est toujours plus marquée dans la région polaire que vers les extrémités des trois bras.

Paroi. Dès les tout premiers stades de la mise en place d'éléments de paroi sporale, on ne trouve plus trace des petites saillies du plasmalemme observées au stade précédent. La surface des tétraspores présente maintenant de larges surfaces à peu près planes coupées de petites dépressions (Pl.19, fig.1). Ces dépressions sont plus ou moins également réparties sur les diverses faces des tétraspores, sauf dans la région de la crête proximale au niveau de laquelle il n'en a jamais été observé.

Les premiers éléments de la paroi sporale se présentent sous la forme de fragments de membrane isolés, épars sur la surface des tétraspores. Ces membranes se forment d'abord, vraisemblablement, sur la face proximale des tétraspores, de part et d'autre et -peut-être avec un léger retard- au-dessus de la crête proximale. Mais des éléments identiques apparaissent presque en même temps sur les faces

distales : chez *Os. regalis*, les différentes phases de la formation de l'exospore se déroulent presque simultanément sur les diverses faces des tétraspores.

Pour autant que l'on puisse en juger, les petits fragments de membrane s'organisent au-dessus des dépressions du plasmalemme tétrasporal, pour s'étendre ensuite sur les zones planes du plasmalemme. Il semblerait donc qu'il existe un rapport entre les zones déprimées du protoplasme des tétraspores et le début du processus de la formation des membranes. Le plasmalemme et les membranes sont généralement séparés par un intervalle dont la largeur peut atteindre plusieurs centaines d'Angstroems ; néanmoins, il n'est pas exceptionnel que l'extrémité d'une membrane vienne s'appliquer contre le plasmalemme (Pl.19, fig.3) ; aucune interprétation de ces accolements ne peut être proposée.

Dans la plupart des cas, les éléments membranaires sont formés de deux "pellicules" séparées l'une de l'autre par un étroit espace clair (Pl.19, fig.3). La pellicule interne a une épaisseur d'environ 40 Å ; elle paraît généralement simple, mais elle est parfois obscurément divisée en deux par une ligne médiane claire. La pellicule externe présente des limites mal définies ; elle est très fine, plus ou moins discontinue, et paraît par endroits simplement formée de granules juxtaposés. L'épaisseur totale de ces membranes bipelliculaires est de l'ordre de 100 Å .

Certains fragments de membrane sont réduits à la seule pellicule interne ; c'est souvent le cas en particulier, de la membrane qui recouvre le sommet de la crête proximale (Pl.19, fig.2). Cela provient peut-être d'un simple retard de formation de la pellicule externe, bien que, en général, les deux pellicules paraissent s'organiser à peu près simultanément.

Par la suite, les fragments de membrane isolés se multiplient et s'étendent. Ce processus se déroule différemment dans la région de la crête proximale et sur le reste de la surface des tétraspores.

Au niveau de la crête, la portion de plasmalemme bordée intérieurement par le liseré hyaloplasmique dense est recouverte par une membrane très régulière, qui ne présente ni discontinuités, ni

chevauchements (Pl.19, fig.4). Cette membrane suit très exactement le contour du plasmalemme tétrasporal ; elle en est séparée par un espace clair, large d'une centaine d'Angstroems. Elle n'est jamais recouverte par d'autres membranes de même type.

Dans les autres régions de la surface des tétraspores, les éléments membranaires initiaux s'étendent largement au point de se recouvrir l'un l'autre. Chaque tétraspore est bientôt enveloppée de deux ou trois membranes superposées qui se raccordent entre elles par endroits (Pl.19, fig.4,5). Cet ensemble de membranes recouvre complétement les différentes faces des tétraspores ; il est séparé du plasmalemme tétrasporal par un espace irrégulier large de quelques centaines d'Angstroems. De part et d'autre de la crête proximale, les différentes membranes se raccordent à la membrane unique qui recouvre cette zone.

De nombreuses vésicules extra-cellulaires sont emprisonnées entre le plasmalemme et les membranes ou entre deux membranes (Pl.19, fig.4,5) ; ces vésicules sont réparties indifféremment sur les diverses faces des tétraspores, à l'exception de la crête proximale, au niveau de laquelle on n'en trouve jamais. Au cours de cette période de la sporogenèse, le plasmalemme de chaque tétraspore forme une ou plusieurs invaginations dans lesquelles les vésicules vont peu à peu se concentrer (Pl.19, fig.5).

Jusqu'ici, les membranes qui se sont formées autour des tétraspores sont toutes très fines. La phase suivante va apporter peu de changements dans la région de la crête proximale : aucune nouvelle membrane ne vient recouvrir celle qui est déjà en place, et celle-ci s'épaissit très modérément (Pl.20, fig.1).

Par contre, les membranes qui recouvrent le reste de la surface des tétraspores vont s'épaissir rapidement tout en continuant à s'étendre (Pl.20, fig.1 à 6). L'observation de ce système membranaire en cours de développement appelle un certain nombre de remarques.

L'épaississement des membranes est dû à un apport de substance au niveau de la pellicule interne (Pl.20, fig.2,3). L'épaisseur de l'espace clair séparant les deux pellicules reste inchangée. La

pellicule externe ne s'épaissit pas ; elle paraît, au contraire, perdre progressivement de sa substance et se résoudre en fragments discontinus.

Du fait de leur épaississement, les membranes se transforment en "feuillets" tout à fait comparables aux feuillets des jeunes tétraspores d'*Oph. vulgatum*. Chaque feuillet est constitué par une couche compacte, épaisse de 100 à 400 Å, recouverte par la pellicule externe plus ou moins désagrégée.

Le feuillet le plus interne, proche du plasmalemme des tétraspores, est légèrement plus épais que les feuillets qui le recouvrent : l'épaississement a probablement débuté à son niveau avant de s'étendre aux feuillets plus superficiels. Cet épaississement est à la fois régulier et modéré : on n'observe jamais, chez *Os. regalis*, d'amas très épais comparables aux ménisques qui se forment très précocement au niveau de la membrane interne des tétraspores d'*Oph. vulgatum*, et qui fusionnent rapidement en une couche relativement épaisse.

Tant chez *Oph. vulgatum* que chez *Os. regalis*, aucun stade ne montre de façon aussi nette que l'édifice feuilleté est constitué d'éléments distincts qui se chevauchent et se raccordent les uns aux autres. Le raccordement bout-à-bout de deux éléments est rare ; le plus souvent, l'extrémité de l'un d'eux vient se rattacher en biseau à la face interne d'un autre élément (Pl.20, fig.1,2,3,6).

Il n'est pas possible de préciser si tous ces éléments proviennent du développement des petits fragments membranaires initiaux, ou si certains d'entre eux se sont organisés indépendamment des précédents. Quoi qu'il en soit, l'édifice feuilleté recouvrant les tétraspores se complique peu à peu, et il est certain que ce phénomène est dû, au moins en partie, à l'allongement des éléments préexistants.

Cet allongement se produit au niveau des extrémités libres des éléments, extrémités qui se situent, pour la plupart, dans la partie périphérique de l'édifice en formation. A peu de distance de ces extrémités, les éléments ont l'aspect de feuillets peu épaissis ; mais l'extrémité elle-même est formée de deux pellicules identiques à celles qui constituaient les fragments de membranes initiaux (Pl.20, fig.3,4). Ces zones présentent donc, pour ainsi dire "en raccourci",

les étapes successives de la formation des feuillets ; il y a seulement, à ce niveau, accélération du processus de transformation des membranes en feuillets.

Comme chez *Oph. vulgatum*, les différents feuillets de l'exospore des spores d'*Os. regalis* s'organisent donc d'une manière uniforme, quels que soient le moment où ils se forment et leur place dans l'édifice.

A l'extrémité des zones d'allongement des feuillets, le matériel fibrillaire de la paroi spéciale paraît souvent intimement associé aux pellicules (Pl.20, fig.4, en particulier). L'existence de tels rapports entre la paroi spéciale et les membranes en cours de formation ou d'épaississement est suggérée, bien que de façon moins évidente, par de nombreux clichés de tétraspores d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis*. Il semble donc que la paroi spéciale participe plus ou moins directement à l'édification des feuillets.

Il n'y a plus, à ce stade, de vésicules extra-cellulaires dispersées entre le plasmalemme tétrasporal et les feuillets. Ces vésicules sont toutes regroupées dans les poches (une à trois ou quatre, semble-t-il, par tétraspore) délimitées par le plasmalemme qui s'est invaginé (Pl.20, fig.5,6). Ces poches restent ouvertes vers l'extérieur : les amas de vésicules sont donc en relation avec l'espace qui sépare la paroi en formation et le plasmalemme.

La largeur de cet espace est devenu très faible (de l'ordre de 100 Å) et régulière. Le plasmalemme tétrasporal et le feuillet interne de la paroi sont moulés l'un sur l'autre sur toutes les faces des tétraspores, comme ils l'étaient auparavant uniquement au niveau de la crête proximale.

C. Le pli proximal et l'infrastructure feuilletée définitive de l'exospore.

Malgré des tentatives renouvelées pendant plusieurs années consécutives, il ne m'a pas été possible d'observer des sporanges d'*Os. regalis* fixés au moment de la mise en place du pli proximal. Les tétraspores que j'ai pu étudier avaient déjà atteint, et le plus souvent dépassé, la dernière phase de ce phénomène.

Environnement. Les dimensions des tétrades ont beaucoup augmenté au cours de la mise en place du pli. Par ailleurs, durant cette période, le tapis a poursuivi son infiltration entre les tétrades : chacune d'elles est à peu près complètement isolée de ses voisines par des cloisons du cytoplasme tapetal au moment où le pli proximal est définitivement formé.

La densité du matériel fibrillo-granulaire de la paroi spéciale a nettement diminué. Il semble cependant que ce matériel ne disparaît pas chez *Os. regalis* aussi complètement que le fait son homologue des tétrades d'*Oph. vulgatum* (d'après la comparaison de sporanges des deux espèces préparés de façon identique).

Les substances provenant des vésicules de la plaque cellulaire des cellules-mères sont conservées ; elles restent disposées en nappes ténues entre les faces proximales des tétraspores de chaque tétrade.

Forme. La crête proximale cytoplasmique a disparu ; son emplacement est occupé par le pli proximal formé par la jeune paroi sporale (Pl.21, fig.1). La hauteur de ce pli est de l'ordre de 3 µ à proximité du pôle proximal ; elle décroît progressivement vers les extrémités des trois rayons de la future aperture. Dans les tétraspores de certains des sporanges étudiés, le cytoplasme occupe encore la base de la fente aperturale délimitée par le pli proximal (Pl.21, fig.1,3). Dans les tétraspores un peu plus âgées (Pl.21, fig.5), le cytoplasme s'est complètement retiré de la fente aperturale devenue très étroite sur toute sa longueur.

Les coupes de tétraspores sont en général très déformées du fait de la rétraction artificielle de l'appareil vacuolaire qui se développe dans le cytoplasme tétrasporal à partir de cette période. Comme chez *Oph. vulgatum*, le pli proximal et la face proximale conservent à peu de choses près leur forme naturelle, mais la face distale des tétraspores est très fortement plissée. Ces déformations s'atténueront au moment de la maturation sporale.

Paroi. La mise en place du pli proximal est la première étape de l'établissement de l'architecture aperturale définitive de

l'exospore. A partir de ce stade, je décrirai séparément d'une part la partie de l'exospore qui recouvre les diverses faces des tétraspores, d'autre part la région aperturale de cette paroi.

Au moment où le cytoplasme quitte la base de la fente aperturale, le plasmalemme de la cellule vivante est recouvert par une couche continue, épaisse de 600 à 900 Å suivant les points (Pl.21, fig.1). Cette couche représente la "couche interne", déjà bien développée, de l'exospore en formation. Sa partie profonde est compacte et homogène ; par contre, sa partie externe est formée de feuillets plaqués les uns contre les autres, partiellement soudés entre eux et confondus (Pl.21, fig.4). Cette couche est recouverte par un ensemble très lâche de feuillets qui constitue une "couche alvéolée", plus ou moins épaisse suivant les points.

Le nombre de feuillets superposés qui recouvrent maintenant les tétraspores est élevé. Les feuillets situés en profondeur dans la paroi sont relativement épais et paraissent homogènes. Les feuillets superficiels sont par contre très fins (Pl.21, fig.1,4) ; certains montrent par endroits une structure analogue à celle des premiers feuillets qui se sont formés (Pl.21, fig.2).

Un peu plus tard, quand le retrait du cytoplasme tétrasporal hors de la base de la fente aperturale est terminé, la paroi en formation présente un aspect quelque peu différent. Les feuillets participant à la constitution de la couche interne sont intimement soudés et presque parfaitement confondus. Il ne s'est plus formé de nouveaux feuillets ; les feuillets superficiels déjà en place au stade précédent, atteignent une épaisseur uniforme de l'ordre de 300 - 400 Å. On ne trouve plus trace ni des raccords en biseau aux points de jonction entre feuillets, ni de la structure initiale des feuillets.

La dernière phase de la mise en place du pli proximal s'accompagne donc seulement d'un épaississement général de l'édifice feuilleté préétabli, épaississement qui entraîne la disparition d'un certain nombre de détails structuraux.

La paroi qui recouvre les tétraspores s'est évidemment beaucoup développée entre la phase d'épaississement des premiers feuillets et la fin de la formation du pli proximal. Bien que les stades intermédiaires n'aient pas été observés, on peut sans difficultés concevoir comment ce développement s'est réalisé.

Le processus d'allongement des éléments qui constituent l'édifice feuilleté s'est poursuivi, probablement sans interruption, jusqu'au moment où le cytoplasme tétrasporal se retire hors du pli proximal ; autour des tétraspores fixées vers la fin de ce retrait, les feuillets les plus superficiels de la paroi sont très fins, ce qui indique incontestablement qu'ils se sont formés depuis peu. Mais par la suite, ces feuillets s'épaississent sans qu'apparaissent de nouveaux feuillets "juvéniles" : le processus d'extension de l'édifice feuilleté s'est donc interrompu définitivement au cours de la mise en place du pli.

Les feuillets situés à proximité du cytoplasme tétrasporal sont très resserrés : en s'épaississant, ces feuillets s'agglutinent en une masse de plus en plus compacte qui est à l'origine de la couche interne de l'exospore. Le feuillet qui jouxte directement le plasmalemme tétrasporal est intégré à cet ensemble ; l'apport de substance au niveau de sa face interne est plus important (son épaisseur atteint 400 à 600 Å) et prolongé qu'il ne l'est au niveau des autres feuillets. De ce fait, la couche interne est constituée d'une partie superficielle formée par la réunion de plusieurs feuillets, et d'une partie profonde due à un dépôt continu et homogène.

Hors de la zone aperturale, l'agencement et le mode de formation de l'infrastructure feuilletée de l'exospore d'*Os. regalis* et d'*Oph. vulgatum* sont donc très comparables ; la principale différence existant entre les deux espèces réside dans le fait que, chez *Os. regalis*, l'épaississement du feuillet proche du plasmalemme est plus tardif (voir stades antérieurs) et plus limité.

La paroi qui constitue la zone aperturale de l'exospore en cours de formation présente deux parties différentes.

La base du pli proximal est formée par les prolongements peu ou pas modifiés de la couche interne. Comme dans les autres régions de la paroi, la structure complexe de cette couche est visible avant le retrait du cytoplasme hors de la fente aperturale (Pl.21, fig.2,3) ; mais, à ce niveau également, cette structure s'estompe progressivement du fait de la fusion des feuillets (Pl.21, fig.5). De part et d'autre de la base du pli, la couche interne est recouverte par les feuillets de la couche alvéolée. Dans cette zone, les feuillets sont très écartés et délimitent des alvéoles particulièrement grands. En outre, les feuillets superficiels présentent çà et là des discontinuités plus ou moins importantes qui font communiquer les alvéoles avec le milieu extérieur.

Le sommet du pli proximal a une structure très différente : il est constitué par un seul feuillet continu d'un côté à l'autre du pli (Pl.21, fig.1,3). Ce feuillet reste très fin durant la mise en place du pli ; il s'épaissit lorsque celle-ci se termine, pour atteindre une épaisseur voisine de 500 Å (Pl.21, fig.5). Sauf aux extrémités mêmes des rayons aperturaux (ce point sera repris plus loin), jamais aucun feuillet appartenant à la couche alvéolée ne recouvre le sommet du pli.

Sur les deux côtés du pli, le feuillet simple qui forme le sommet de ce pli se raccorde à la partie inférieure de l'édifice apertural au niveau d'une zone de transition généralement peu étendue (Pl.21, fig.3). Dans cette zone, toutes les extrémités des feuillets superficiels de la couche alvéolée fusionnent avec la couche interne dont l'épaisseur décroît plus ou moins brusquement.

L'infrastructure feuilletée de l'exospore d'*Os. regalis* est donc notablement simplifiée dans la partie supérieure du pli proximal. La couche interne est constituée à ce niveau par un seul feuillet (formé au-dessus de la crête cytoplasmique au cours des premiers stades de l'élaboration de la paroi) ; en outre, elle n'est pas recouverte par des feuillets appartenant à la couche alvéolée.

Si les caractères structuraux fondamentaux de cet édifice apertural se retrouvent de façon constante sur toutes les sections de

tétraspores, ces sections présentent néanmoins des aspects très divers.

Plus de la moitié des coupes transversales de zones aperturales mettent en évidence une symétrie bilatérale à peu près parfaite de l'édifice apertural (Pl.21, fig.3 et 5, par exemple), mais un nombre notable de coupes montre, par contre, une disposition plus ou moins dissymétrique et contournée de cet édifice. Les points où le feuillet formant le sommet du pli se raccorde à la partie complexe de l'infrastructure se trouvent en effet, assez fréquemment, à des niveaux différents de la part et d'autre du pli (Pl.21, fig.1 ; le décalage est ici relativement faible) : dans ce cas, la couche alvéolée est en général plus développée du côté où la zone de jonction se situe plus haut, tandis que le sommet du pli s'incline souvent du côté opposé. Cette dissymétrie entre les deux côtés est parfois très importante, et, sur certaines sections, la partie supérieure du pli est complètement couchée sur l'un de ses flancs.

L'aspect des coupes des édifices aperturaux dépend d'autre part de la région du rayon apertural qui a été sectionnée. A proximité du pôle proximal, la partie de la couche interne non recouverte par la couche alvéolée constitue à peu près le tiers de la hauteur totale du pli. Au-delà de cette région, la couche alvéolée se rapproche progressivement du sommet du pli et, en bout de rayon, un ou deux feuillets de la couche alvéolée recouvrent la couche interne épaissie : il y a à ce niveau une étroite zone de transition entre la structure particulière de l'aperture et la structure du reste de la paroi sporale.

D. Consolidation de la couche alvéolée de l'exospore.

La mise en place du pli proximal marque la fin de l'édification de l'infrastructure feuilletée de l'exospore. Cette étape importante de la morphogenèse de la paroi est suivie par une phase d'épaississement de l'édifice préétabli.

Environnement. Le tapis isole complètement chaque tétrade de ses voisines. Il forme, dans chaque loge tétradique, des saillies

plus ou moins développées en direction des espaces qui séparent les tétraspores. Ces expansions du cytoplasme du tapis sont analogues à celles que l'on a observées chez *Oph. vulgatum* ; leur formation est plus tardive que chez cette dernière espèce.

Au début de cette période de la sporogenèse, l'espace environnant les tétraspores est occupé par un réseau lâche de fibrilles plus ou moins chargées de granules et orientées dans toutes les directions (Pl.22, fig.1). Ce matériel est vraisemblablement introduit dans les loges tétradiques à partir de la fin de l'édification du pli proximal. Les alvéoles de la paroi renferment également des éléments fibrillaires et des granules. Par la suite, alors que les éléments emprisonnés dans les alvéoles semblent parfaitement conservés (Pl.23, fig.1,2, et stades ultérieurs), le réseau qui remplit la cavité des loges tétradiques disparaît progressivement.

Les nappes formées par le contenu des vésicules de la plaque cellulaire conservent leur disposition primitive entre les faces proximales des tétraspores. Dans certains sporanges, leur volume et leur densité paraissent augmenter au cours de cette période (Pl.23, fig.1). Aucune explication de ce phénomène ne peut actuellement être proposée.

Forme. Les tétraspores sont extrêmement écrasées et déformées. La région aperturale conserve seule sa forme naturelle grâce à sa rigidité plus grande.

L'exospore prend progressivement un aspect plus massif. Le dépôt qui se produit au niveau de tous les feuillets de la couche alvéolée intervient également de part et d'autre de la base du pli proximal : une proéminence triradiée, ébauche du bourrelet apertural, s'édifie ainsi peu à peu sur la face proximale des tétraspores.

Paroi. L'organisation de la couche interne de l'exospore est pratiquement terminée. Les feuillets qui constituent sa partie superficielle sont intimement confondus. Son épaisseur totale augmente légèrement au cours de cette phase de la genèse : l'apport de substance sur sa face interne proche du plasmalemme tétrasporal se poursuit quelque temps après la fin de la mise en place du pli. Cette

couche va atteindre une épaisseur définitive de l'ordre de 1000 Å sur la face distale des tétraspores et de l'ordre de 1300 - 1500 Å sur leur face proximale.

La disposition et le nombre des feuillets de la couche alvéolée restent inchangés. Une substance de nature différente, qui paraît, sur les clichés, plus sombre que celle qui constitue les feuillets, se dépose maintenant sur ces feuillets. Elle comble rapidement les alvéoles de petite taille délimités par les feuillets proches de la couche interne, et réduit les dimensions des cavités plus importantes (Pl.22, fig.1,2). Le dépôt est également important sur les deux faces des feuillets, et le matériel fibrillo-granulaire qui occupe les alvéoles est progressivement comprimé.

Sur les diverses faces des tétraspores, on observe çà et là des sortes de petits cratères creusés dans la surface de la paroi (Pl.23, fig.2). Ces excavations se prolongent en profondeur par une fente ou un canal qui rejoignent les cavités de la couche alvéolée ; ces petites perforations qui traversent la partie externe de la paroi sont en général très fines et occupées par quelques fibrilles. Dans les régions proches du pli proximal, les orifices des alvéoles incomplètement fermés sont respectés (Pl.22, fig.3 et Pl.23, fig.1) ; par ces orifices, les fibrilles contenues dans les alvéoles débordent souvent à l'extérieur de la paroi.

Dans la région basale du pli proximal, la couche interne est seulement un peu plus épaissie que sur la face proximale des tétraspores : son épaisseur à ce niveau dépasse rarement 1500 Å. Elle s'amincit sensiblement dans la partie supérieure du pli, où son épaisseur oscille autour de 500 Å. L'extrémité inférieure, plus ou moins évasée, de la fente aperturale est occupée par un amas sous-aperturel, constitué essentiellement par des nodules qui sont apparemment de même nature que la couche interne (Pl.22, fig.1 et Pl.23, fig.1) ; ces nodules se réunissent par endroits en un pont joignant les deux côtés de la base du pli (Pl.22, fig.2).

Le dépôt qui recouvre les feuillets de la couche alvéolée de part et d'autre de la partie inférieure du pli proximal ne se produit pas au niveau de la partie supérieure du pli formée d'un seul feuil-

let (Pl.22, fig.1,2 et Pl.23, fig. 1,4) : tout se passe comme si les feuillets de la couche alvéolée dirigeaient ou monopolisaient ce dépôt. Le bourrelet apertural en formation est donc surmonté, pendant toute cette période, par le sommet, nu et très étroit, du pli proximal.

Lorsque ce dépôt se termine, l'épaisseur de l'exospore est de l'ordre de 0,9 à 1,2 µ sur la face proximale, de 0,8 à 1 µ sur la face distale. Alors que le feuillet superficiel présente des dénivellations assez importantes, le matériel qui le recouvre s'est déposé de telle sorte que la surface de la paroi devient à peu près lisse (Pl.23, fig.1,2,4). Les principaux accidents que présente cette surface sont les excavations coniques par lesquelles les alvéoles restent en relation avec le milieu externe.

Certaines tétraspores fixées après la fin de ce dépôt, ou plus précisément au début de la phase d'épaississement suivante, portant contre leur surface une membrane épaisse d'environ 100 Å qui présente une structure tripartite nette (Pl.23, fig.6). Cette membrane recouvre entièrement les tétraspores et s'étend sans discontinuités autour du sommet du pli proximal (Pl.23, fig.5) ; elle s'interrompt seulement, semble-t-il, au fond des excavations superficielles en relation avec les cavités de la paroi. L'origine comme le rôle possible de cette membrane restent inconnus. Elle a été observée seulement dans quelques-uns des sporanges fixés à ce stade, et n'a pas été retrouvée dans des sporanges plus agés.

E. Dernières étapes de la morphogenèse de l'exospore.

Cette période correspond à une nouvelle phase d'épaississement de la paroi. Elle se termine par la mise en place de l'ornementation spécifique des spores de cette espèce.

Environnement. Le tapis ne se désorganise qu'au moment où l'exospore est complètement formée. Jusque-là, les loges tétradiques conservent leur forme, à condition toutefois que les sporanges n'aient pas été malmenés au cours de leur préparation : dans ce cas, le

tapis se déchire en lambeaux informes qui s'insinuent en désordre entre les jeunes spores plus ou moins bousculées. La cohésion du tapis et celle qui existait entre les tétraspores de chaque tétrade sont manifestement très affaiblies.

L'espace environnant les tétraspores est optiquement vide, ou partiellement occupé par quelques amas de fibrilles plaqués le plus souvent contre le tapis. Les nappes formées par le contenu des vésicules de la plaque cellulaire sont plus ou moins désorganisées : il est souvent difficile, sinon impossible, de les identifier.

Lorsque l'exospore est complètement formée, le tapis se désagrège et disparaît rapidement. A ce moment, la cavité sporangiale renferme seulement, en dehors des spores, quelques traînées granuleuses ou lamellaires sans formes précises, et des éléments globuleux isolés ou groupés en amas noduleux. Ces derniers éléments sont en général placés près de la paroi sporangiale ; il n'est pas possible, actuellement, de préciser l'origine exacte de ces éléments qui sont certainement de nature lipidique : il s'agit vraisemblablement soit de globules lipidiques libérés par la destruction du tapis, soit de produits excrétés par le tapis peu avant sa désorganisation.

Forme. Les spores immatures sont très écrasées (Pl.24, fig.1). Les spores incluses ne conservent à peu près correctement leur forme normale qu'à partir du moment où elles sont mûres ; sur les sections, leur contour est alors approximativement globuleux, bien que toujours quelque peu sinueux.

A partir des derniers stades de la maturation sporale, toute la surface de l'exospore présente de fortes dénivellations (Pl.25, fig.1). Le bourrelet apertural forme une saillie plus ou moins proéminente suivant le point où il a été sectionné ; il est très massif, souvent dissymétrique, et porte des excroissances latérales.

Paroi. Dans les lots de spores fixées au cours de leur maturation, les diverses parties de l'exospore présentent des différences de contraste très variables d'une spore à l'autre. Ces différences de contraste persistent parfois jusqu'à la maturation complète des spores ; mais le plus souvent, elles s'atténuent progressivement, et les exospores sub-mûres ou mûres montrent un contraste

uniforme et très faible.

L'étude de la structure des exospores dépourvues de contraste "spontané" est néanmoins rendu possible par le traitement des coupes ultra-fines avec le nitrate d'argent. La répartition du dépôt d'argent sur l'exospore fait apparaître, en règle générale, une zonation analogue à celle que présentent les exospores naturellement contrastéee (comparer la fig.1 de la planche 24 et la fig.1 de la planche 25 : cette dernière figure représente une spore mûre dont l'exospore possède un contraste spontané exceptionnellement élevé).

Dans les exospores immatures traitées de cette manière (Pl.24, fig.1), l'infrastructure feuilletée (couche interne et feuillets de la couche alvéolée) présente un contraste faible ; la substance qui enrobe les feuillets de la couche alvéolée montre une affinité plus grande pour l'argent et, de ce fait, paraît légèrement plus sombre. La formation de toute cette partie de la paroi est terminée : la couche interne ne s'épaissit plus ; les alvéoles en grande partie comblés au cours de la phase précédente sont conservés tels quels.

Cet édifice est recouvert par de nouveaux dépôts qui vont constituer la couche externe de l'exospore. La substance qui se met en place fait preuve d'une grande affinité pour l'argent. Elle paraît disposée en strates superposées correspondant à des phases successives de dépôt.

La spore prise comme exemple (Pl.24, fig.1) a été fixée peu après le début de l'édification de la strate superficielle de la paroi, c'est-à-dire au cours de l'ultime phase de la formation de l'exospore. L'état "juvénile" de la substance qui constitue cette strate se traduit par une texture grossière soulignée par des grains d'argent de grande taille ; plus tard, cette substance présentera un aspect homogène identique à celui des strates sous-jacentes plus anciennes.

Les strates profondes sont disposées en lits superposés ; leur épaisseur est à peu près régulière sur les diverses faces des spores.

A la fin de la formation de chacune d'elles, la surface de l'exospore est donc presque lisse, ou du moins elle ne présente pas de dénivellations très importantes.

Par contre, le matériel qui édifie la strate superficielle se répartit de façon très irrégulière : au stade représenté sur la figure 1 de la Planche 24, il forme par endroits des protubérances hautes de près d'un demi-micron, entre lesquelles son épaisseur ne dépasse pas quelques centaines d'Angstroems. Ces petites protubérances vont se développer à la fois en largeur et en hauteur. Lorsque l'édification de la strate superficielle s'achève, les protubérances se rejoignent plus ou moins par leurs bases, et leur hauteur moyenne est de l'ordre du micron. A ce moment, la formation de l'exospore est terminée ; toute sa surface est recouverte d'excroissances de formes diverses qui constituent l'ornementation spécifique des spores. Chez *Os. regalis*, l'ornementation de l'exospore est donc essentiellement formée par la strate la plus superficielle de la couche externe de l'exospore.

Dans la région aperturale, la disposition des strates profondes n'est pas modifiée : elles se superposent régulièrement au-dessus du bourrelet formé autour de la partie inférieure du pli proximal. Le sommet nu du pli est progressivement recouvert : les strates profondes s'interrompent simplement à son niveau sans se mouler autour de lui. Hors de la zone polaire, la partie nue du pli, peu développée, est de cette manière plus ou moins complètement enrobée (en quelque sorte "submergée") par les strates profondes ; la strate superficielle recouvre l'ensemble, sans que son épaisseur et sa disposition se modifient (Pl.24, fig.1). Au voisinage du pôle proximal, région dans laquelle la partie nue du pli est plus étendue, celle-ci n'est qu'en partie recouverte par les strates profondes ; la strate superficielle se moule autour de la partie du pli restée libre, constituant ainsi une étroite arête dressée au-dessus du bourrelet. Sur les flancs et le sommet du bourrelet, la strate superficielle forme des protubérances analogues à celles qui recouvrent le reste de l'exospore.

Les canaux et fissures qui s'ouvraient auparavant à la surface de la couche alvéolée se prolongent à travers la couche externe de l'exospore. Hors de la région aperturale, ces canaux sont en général très fins (le canal visible sur la figure 2 de la Planche 25 est exceptionnellement large), et s'évasent plus ou moins en atteignant la surface de la paroi. Beaucoup d'entre eux débouchent sur les flancs des protubérances superficielles (Pl.24, fig.1 et Pl.25, fig.1,2). Dans la région aperturale, les fissures et les canaux sont particulièrement abondants dans la partie basale du bourrelet. On trouve à ce niveau quelques fissures relativement larges, mais la plupart d'entre elles sont devenues très étroites ou sont réduites à des canaux de faible diamètre. Ces perforations traversent obliquement la couche externe de l'exospore ; leurs orifices sont disposés en une ligne plus ou moins régulière à la base des flancs du bourrelet. (Pl.24, fig.5, et Pl.25, fig.1).

Si la formation de l'exospore est terminée lorsque s'achève l'édification des éléments du relief superficiel, ses caractéristiques se modifient néanmoins quelque peu par la suite. Comme je l'ai indiqué plus haut, les nuances du contraste qui permettent de distinguer les différentes parties de la paroi disparaissent souvent en fin de maturation (Pl.25, fig.2, par exemple), bien qu'elles persistent chez quelques spores mûres (Pl.25, fig.1). D'autre part, l'épaisseur de l'exospore diminue légèrement. Ce phénomène débute dans le sporange même, mais il se poursuit certainement pendant un certain temps après la libération des spores. Il intervient essentiellement, semble-t-il, au niveau des régions moyennes de la paroi : dans les spores mûres, les cavités incomplètement comblées de la couche alvéolée sont nettement dilatées (Pl.24, fig.5, et Pl.25, fig.1) ; les dénivellations du relief superficiel paraissent plus accusées, sans que les dimensions réelles des protubérances augmentent sensiblement.

F. Formation de la périspore.

Lorsque l'édification du relief superficiel de l'exospore est

terminée, une substance présentant un aspect plus ou moins grumeleux s'accumule en amas épais de quelques dixièmes de micron sur les sommets des protubérances. Peu à peu, le reste de l'exospore est recouvert d'une couche très fine de la même substance.

Peu après, des éléments plus précisément structurés s'organisent en bordure des amas reposant sur les sommets des protubérances. Ces éléments sont hauts de 100 Å en moyenne, et larges de 150 à 200 Å (Pl.24, fig.4). Chacun d'eux est constitué par une membrane simple, épaisse de 30 à 50 Å, repliée sur elle-même comme une feuille de papier pliée en deux ; il se dresse au-dessus de la substance astructurée, dans laquelle les bords de la membrane se perdent. Ces replis étroits sont vraisemblablement disposés en couronne plus ou moins régulière autour des sommets arrondis des protubérances ; des replis analogues surmontent les arêtes vives du relief exosporal.

Les petits replis membranaires s'étendent et s'épaississent rapidement. En même temps, la substance recouvrant les flancs des protubérances et les parties déprimées de l'exospore change d'aspect : elle se transforme en une membrane identique à celle qui forme les replis, et en continuité avec cette dernière.

Cette membrane constitue la couche continue de la périspore. A maturité (Pl.25, fig.2, 3,4), son épaisseur varie entre 75 et 200 Å suivant les points. Sa surface interne est lisse. Sa surface externe présente de très petites aspérités, et porte des sortes de petits bâtonnets cylindriques dressés ("microbacules", voir Glossaire) ; de façon générale, ces microbacules sont d'autant plus abondants que la paroi est épaisse. Sur les arêtes vives du relief, les replis étroits conservent leur disposition primitive et forment de petits plis allongés au-dessus du sommet des arêtes (Pl.25, fig.4).

Les phénomènes qui se produisent au niveau des amas plus ou moins importants recouvrant les sommets arrondis des protubérances sont mal connus. La substance constituant ces amas se transforme en éléments allongés très fins, groupés en faisceaux. Sur chaque protubérance, ces faisceaux, dressés perpendiculairement à la surface de l'exospore sous-jacente, forment une ou plusieurs épines coniques,

plus ou moins effilées, hautes de 0,3 à 1 µ (Pl.25, fig.1,5).

Il est probable -mais non certain- que les éléments des faisceaux s'organisent en-dessous puis à l'intérieur des replis membranaires différenciés antérieurement sur le pourtour des amas : la membrane constituant les replis se développerait en doigt de gant autour de chaque faisceau en formation, jusqu'à ce que le faisceau ait atteint ses dimensions définitives.

Toujours est-il que les épines mûres sont certainement couvertes par la couche périsporale continue. Cette couche est difficilement observable à ce niveau car elle est étroitement plaquée contre les faisceaux ; mais la surface des épines est hérissée de microbacules identiques à ceux de la paroi qui recouvre directement l'exospore.

D'autre part, il est possible qu'une fine membrane, appartenant également à la périspore, se différencie entre la base des faisceaux et l'exospore. Toutefois, ce dernier point reste très incertain : sur la plupart des sections, l'extrémité inférieure des faisceaux semble reposer directement sur l'exospore.

G. Formation de la pseudo-endospore.

Le plasmalemme aporal et l'exospore interne sont restés en contact étroit jusqu'à la mise en place du relief superficiel de l'exospore. Au moment où la formation de cette paroi s'achève , des granules sombres commencent à s'amasser à l'extérieur du plasmalemme (Pl.24, fig.3). L'accumulation de granules se poursuit pendant toute la durée de la formation de la périspore : lorsque les spores sont mûres, l'exospore et la cellule vivante sont séparées l'une de l'autre par une paroi continue épaisse d'environ 2000 Å sur toutes les faces des spores (Pl.24, fig.5 et Pl.25, fig.1,2).

J'ai donné à cette paroi le nom de "pseudo-endospore" parce qu'elle n'est pas l'endospore proprement-dite : celle-ci s'organisera seulement au moment de la germination sporale (cf.p.99).

STRUCTURE DES PAROIS DE LA SPORE MURE D'*OSMUNDA REGALIS*.

Plusieurs techniques différentes ont été utilisées afin de mieux mettre en évidence à la fois la structure et la morphologie des parois des spores mûres d'*Os. regalis*.

Les caractères structuraux fins des parois sporales ont été étudiés sur des spores parfaitement mûres fixées de façon classique, et sur des spores identiques acétolysées.

D'autre part, quelques clichés qui ont pu être réalisés au moyen du microscope électronique à balayage donnent un aperçu de la morphologie externe des spores ; l'un de ces clichés présente en outre l'intérêt d'expliquer l'aspect changeant et parfois quelque peu déconcertant du profil externe des coupes du bourrelet apertural.

Enfin, l'étude de spores germées a permis d'observer les parois sporales au cours de la phase terminale de la vie des spores, et d'étudier l'endospore vraie qui apparaît seulement au début de la germination sporale.

A. L'exospore.

L'exospore hors de la zone aperturale.

Cette paroi se subdivise en trois couches, reconnaissables sans difficulté quand elles ont conservé des contrastes différents, plus malaisées à délimiter lorsque la paroi présente un contraste uniforme sur toute son épaisseur.

1) - L'exospore interne.

Elle correspond à la "couche interne" dont la formation a été décrite plus haut. Dans les cas favorables, elle se reconnaît aisément sur les coupes ultra-fines grâce à son contraste différent de celui de la couche qui la recouvre (Pl.24, fig.5 et Pl.25, fig.1). Elle présente une texture finement grenue comme les autres couches de la paroi. Elle est parfaitement compacte et homogène dans sa partie profonde, mais elle renferme dans sa zone externe quelques

très petits alignements de granules parallèles à sa surface. Ces granules proviennent du matériel emprisonné entre les feuillets qui ont participé à l'édification de cette couche : il y a en réalité une zone de transition relativement large entre l'exospore interne et la couche voisine ce qui se conçoit parfaitement, étant donné le mode de formation de cette partie de l'exospore. Il est donc très difficile de définir une limite précise entre les deux couches, surtout quand toute la paroi présente le même contrasté (Pl.25, fig.2).

La surface libre de l'exospore interne est lisse. Sa limite externe -si l'on s'en tient aux coupes d'exospores "contrastées"- est à peu près rectiligne. Son épaisseur est de l'ordre de 1400 - 1500 Å sur la face proximale des spores, et voisine de 1000 Å sur leur face distale.

2) - L'exospore moyenne.

Elle dérive de la couche alvéolée. L'entrelacs de feuillets qui constitue l'armature de cette couche est le plus souvent très peu visible, même sur les coupes de parois présentant de fortes variations de contraste. Par contre, l'existence de l'édifice feuilleté initial est toujours révélée par les vestiges des alvéoles délimités par les feuillets. La plupart de ces alvéoles ont été comblés, mais leur contenu fibrillo-granulaire, resté en place et comprimé, forme des lignes discontinues parallèles à l'exospore interne, bien visibles sur les coupes. Les plus grands d'entre eux, qui n'ont été qu'en partie comblés, subsistent sous la forme de cavités plus ou moins allongées parallèlement à l'exospore interne.

Comme sa limite profonde, la limite externe de l'exospore moyenne reste assez imprécise. Elle se place, théoriquement, au delà du feuillet le plus superficiel, mais ce dernier se confond généralement avec le matériel qui l'environne. On ne peut donc que la situer, approximativement, à l'extérieur des cavités ou des alignements granulaires les plus superficiels. Dans ces conditions, l'épaisseur de l'exospore moyenne peut être évaluée à 2000 Å sur la face proximale des spores, et à 1000 - 1200 Å sur leur face distale.

Les alvéoles de grande taille et ceux dont le volume est réduit à l'espace occupé par le matériel fibrillo-granulaire forment certainement un ensemble continu de cavités. Ce réseau creux est analogue à celui qui existe dans l'exospore moyenne d'*Oph. vulgatum*, à ceci près que les cavités de grande taille sont, chez *Os. regalis*, moins nombreuses et plus petites. Ce réseau de cavités est mis en relation avec le milieu externe par l'intermédiaire d'un certain nombre de canaux répartis sur les diverses faces des spores. Dans la plupart de cas, plusieurs canaux très fins, partant obliquement de cavités différentes, confluent en un canal plus large (100 à 400 Å de diamètre) qui remonte suivant le trajet le plus direct vers la surface extérieure de la paroi à travers l'exospore externe. La lumière des canaux est entièrement ou en partie occupée par des fibrilles et des granules identiques à ceux qui se trouvent dans les cavités.

3) L'exospore externe.

Telle qu'elle peut être définie dans les spores mûres, cette couche comprend non seulement la "couche externe" édifiée au cours des dernières phases de la genèse de l'exospore, mais aussi toute l'épaisseur de substance qui s'est déposée antérieurement sur le feuillet superficiel de la couche alvéolée.

Sur le plan structural, l'exospore externe est compacte et homogène : elle présente sur toute son épaisseur une texture fine et uniforme. Sur les coupes d'exospores "contrastées", les différences d'opacité électronique font apparaître une stratification approximativement parallèle aux couches sous-jacentes. Les strates profondes dessinent de légères ondulations ; l'ornementation de la paroi provient essentiellement des variations d'épaisseur de la strate superficielle.

L'ornementation de l'exospore d'*Os. regalis* consiste en protubérances aux contours irréguliers, pour la plupart grossièrement coniques avec un sommet plus ou moins arrondi ; ces protubérances sont légèrement plus grande sur la face distale des spores que sur leur face proximale. Leur hauteur est de l'ordre du micron : l'épaisseur de l'exospore externe est d'environ 0,5 µ entre les protubé-

rances, et peut dépasser 1,5 µ au niveau des plus grandes d'entre elles.

L'exospore externe est traversée par les canaux provenant de l'exospore moyenne. Quelques canaux débouchent au niveau des parties les moins épaisses de la paroi ; mais, le plus souvent, leurs orifices plus ou moins évasés se situent sur les flancs des protubérances de l'ornementation.

Comme dans le cas des spores d'*Oph. vulgatum*, les limites des diverses couches de l'exospore ne peuvent pas être définies avec précision dans les spores mûres d'*Os. regalis*. Il est évident que les limites reconnaissables sur les sections de spores mûres ne correspondent pas exactement aux limites réelles mises en évidence au cours de l'étude de la sporogenèse.

Dans la note préliminaire sur la formation de l'exospore chez *Os. regalis* (1969), j'avais utilisé les termes "E 1", "E 2a", "E 2b" pour désigner les couches de l'exospore. Cette numérotation, pratique au cours d'une période de recherche extensive, peut désormais être abandonnée. La couche "E 1" correspond évidemment à l'exospore interne, la couche "E 2a" à l'exospore moyenne, la couche "E 2b" à l'exospore externe.

Le bourrelet apertural.

Il est peu apparent sur les spores entières, comme le montre une photographie réalisée au moyen du microscope électronique à balayage (Pl.26, fig.1). Il est légèrement proéminent et surmonté par une arête bien développée dans la région du pôle proximal. Mais au-delà de cette zone, il s'abaisse et s'élargit, tandis que l'arête s'atténue et disparaît. Sur plus de la moitié de la longueur des rayons de l'aperture, le bourrelet est en quelque sorte dissimulé sous des protubérances de l'ornementation : il porte sur son sommet une ligne de verrues irrégulièrement espacées ; sur chacun de ses flancs, des protubérances de plus grande taille sont disposées en une ligne plus ou moins sinueuse et discontinue.

Etant donné la configuration de la région aperturale des spores, le contour externe du bourrelet présente des aspects très divers sur les sections ultra-fines. Par contre, sa structure varie très peu sur la plus grande longueur des rayons aperturaux ; comme on le verra plus loin, cette structure se modifie seulement, et de façon minime, d'une part au voisinage du pôle proximal, d'autre part aux extrémités latérales des trois rayons.

Plus encore que dans le reste de l'exospore, les différentes couches de la paroi sont difficiles à reconnaître sur les coupes de bourrelets ayant acquis un contraste uniforme (Pl.27, fig.2,3) ; les exospores "contrastées" (Pl.24, fig.5, et Pl.25, fig.1) se prêtent mieux à l'étude de la structure aperturale.

L'exospore interne forme un repli saillant, le pli proximal, haut de 2 à 3 µ sur la plus grande partie de sa longueur (sa hauteur décroît plus ou moins régulièrement du pôle proximal vers les extrêmités des rayons). L'épaisseur de cette couche est de l'ordre de 500 Å au sommet du pli ; elle augmente progressivement vers la base du pli, où elle atteint 1500, parfois 1700 Å : chez *Os. regalis*, l'épaississement plus fort de l'exospore interne à la base du pli proximal est peu accusé.

La surface interne du pli proximal présente quelques légères irrégularités, plus ou moins marquées suivant les spores, au niveau de l'extrémité inférieure de la fente aperturale. Cette région de la fente est modérément évasée dans la plupart des spores ; elle est en partie occupée par quelques nodules qui forment parfois -très rarement chez cette espèce- une sorte de pont joignant les deux côtés de la base du pli. Ces nodules sont certainement de même nature que l'exospore interne : on verra plus loin qu'ils sont acéto-résistants et qu'ils ne sont ni modifiés ni déplacés au cours de la germination des spores.

L'exospore moyenne est bien développée autour de la base du pli proximal. Elle renferme à ce niveau quelques alvéoles de grande taille qui présentent sur les coupes un contour oblong ou presque circulaire. Cette couche s'amincit et s'interrompt plus ou moins

haut de part et d'autre du pli proximal. Dans la région du pôle proximal, elle recouvre seulement, en général, les deux tiers ou les trois quarts de la hauteur du pli ; elle se rapproche progressivement du sommet du pli vers les extrémités des trois rayons aperturaux.

Il arrive fréquemment que l'exospore moyenne ne soit pas également développée des deux côtés du pli proximal et qu'elle s'étende plus haut de l'un des côtés que de l'autre. Le plus souvent, le pli proximal est alors plus ou moins recourbé sur l'un ou l'autre de ses flancs. Dans certains cas, la partie supérieure du pli est complètement couchée : l'exospore moyenne est alors très réduite du côté du pli qui fait face à la spore, tandis qu'elle est extrêmement développée sur son autre flanc. Ces sortes d'accidents architecturaux sont particulièrement fréquents vers les extrémités latérales des rayons aperturaux.

L'exospore externe recouvre à la fois l'exospore moyenne et le sommet du pli proximal. En fonction de la disposition du relief superficiel, tantôt la partie supérieure du bourrelet dessine une proéminence plus ou moins saillante, tantôt elle paraît enfoncée entre les protubérances de formes diverses portées par les flancs du bourrelet. Quand le pli proximal est déjeté sur l'un des côtés, la répartition des protubérances superficielles accuse ou atténue, selon les cas, cette dissymétrie.

Près du pôle proximal, où le sommet "libre" du pli est très étendu, l'exospore externe forme autour et au-dessus de cette partie du pli une couche épaisse de 2000 Å en moyenne. L'ensemble constitue une "arête sus-aperturale" typique, formée par le sommet du repli de l'exospore interne recouvert par une faible épaisseur d'exospore externe.

Sur la plus grande longueur des rayons aperturaux, entre la région polaire et l'extrémité des rayons, le sommet du pli, moins développé, est entièrement enrobé dans la partie profonde de l'exospore externe ; la partie superficielle de cette couche s'étend au-dessus de l'édifice apertural sans présenter de modifications

particulières à ce niveau. L'épaisseur de substance séparant le sommet du pli de la surface de l'exospore augmente progressivement vers les extrémités des rayons.

Aux extrémités mêmes de ces rayons, la hauteur du pli diminue très rapidement. Sur les sections ultra-fines de ces régions, le sommet du pli paraît relativement épais et formé de plusieurs feuillets plus ou moins indistincts ; il est recouvert par quelques feuillets appartenant à l'exospore moyenne. On trouve à ce niveau -ce qui est normal- une structure intermédiaire entre la structure particulière de l'aperture et celle du reste de l'exospore. Cette organisation de transition -très limitée dans l'espace- rappelle quelque peu la structure aperturale d'*Oph. vulgatum* : exospore interne pluristrate au sommet du pli, feuillets de l'exospore moyenne continus au-dessus du pli.

Il y a, chez *Os. regalis*, très peu de fissures largement ouvertes entre les alvéoles de l'exospore moyenne et la surface de la paroi. Dans la région basale du bourrelet, on observe surtout des fissures étroites et des canaux dont le diamètre ne dépasse pas quelques centaines d'Angstroems. La plupart d'entre eux se dirigent des cavités vers la surface suivant une inclinaison d'environ 45° par rapport au plan médian du bourrelet. La continuité de ces perforations entre les alvéoles de l'exospore moyenne et la surface de l'exospore externe est rarement évidente sur les coupes : cela est dû à la fois à la faible épaisseur des sections, au diamètre très réduit des canaux dans leur partie profonde, et au fait que ces canaux sont plus ou moins sinueux.

L'aspect des sections du bourrelet apertural d'*Os. regalis* dépend donc d'un nombre important de facteurs. Le pli proximal peut être plus ou moins développé ; sa partie supérieure, non recouverte par l'exospore moyenne, peut être plus ou moins étendue ; le sommet du pli participe, ou pas, à la constitution d'une arête sus-aperturale. Ces variations sont liées au caractère particulier de la structure des spores de cette espèces : elles correspondent à une modification continue de l'architecture aperturale dans chacun

des trois rayons du bourrelet, du pôle proximal à leurs extrémités. A ces facteurs fondamentaux, viennent s'ajouter des facteurs plus aléatoires, tels que la forme plus ou moins contournée du pli proximal, la disposition plus ou moins symétrique de l'exospore moyenne de part et d'autre du pli, la répartition des protubérances superficielles de l'exospore externe.

Il n'en reste pas moins que toutes les sections de bourrelets aperturaux d'*Os. regalis*, à l'exception des sections des terminaisons latérales des rayons aperturaux, présentent un certain nombre de points communs. Ces points communs caractérisent la structure aperturale de cette espèce : le pli proximal, formé par l'exospore interne, est très fin et unistrate à son sommet ; l'exospore moyenne n'atteint pas le sommet du pli qui est, de ce fait, directement recouvert par l'exospore externe.

L'exospore acétolysée.

Les différentes couches de l'exospore résistent à l'acétolyse, comme l'indiquent les sections de spores acétolysées et post-traitées par le permanganate de potassium (Pl.26, fig.3,4). L'aperture est distendue, souvent ouverte par suite de la déchirure de l'exospore au sommet de la fente aperturale.

L'exospore interne présente en général le même contraste que l'exospore moyenne dont les feuillets ne sont pas, ou très peu, visibles. Ces deux couches sont néanmoins reconnaissables : l'exospore interne est très homogène, compacte et continue tout autour de la spore et dans le pli proximal, tandis que les alvéoles de l'exospore moyenne sont particulièrement évidents après acétolyse : leur pourtour semble avoir été légèrement corrodé, et leur contenu fibrillo-granulaire, comme celui des canaux, a été détruit.

L'aspect de l'exospore externe est assez changeant. Les variations de contraste font souvent apparaître une stratification comparable à celle qui a été observée sur les sections d'exospores non acétolysées, bien qu'elle ne lui soit pas toujours parfaitement superposable.

Comme les alvéoles de l'exospore moyenne, les canaux qui traversent l'exospore externe paraissent légèrement plus larges

après acétolyse : la substance qui borde l'ensemble du système de cavités de l'exospore est, semble-t-il, particulièrement sensible à l'attaque acétolytique.

Malgré les déformations provoquées par l'acétolyse, la structure du bourrelet reste bien visible et tout à fait caractéristique. En particulier, on distingue parfaitement (Pl.26, fig.3) le sommet du pli proximal directement enrobé dans l'exospore externe ; la partie de l'exospore interne qui constitue cette région du pli est unistrate et très fine, bien que quelque peu dilatée par le traitement. D'autre part, les nodules occupant en partie la base de la fente aperturale sont conservés et se retrouvent à la même place près de l'un ou l'autre des côtés du pli proximal (Pl.26, fig.4). Cela prouve d'une part que ce matériel est acéto-résistant comme l'exospore elle-même, d'autre part que ces nodules font partie intégrante de l'exospore interne, ou du moins qu'ils adhèrent fortement à celle-ci en quelques points.

B. La périspore.

Cette paroi comprend d'une part une fine couche continue qui recouvre complètement l'exospore, d'autre part des épines plus ou moins effilées, dressées isolément ou par petits groupes sur les sommets des protubérances du relief exosporal.

La couche continue a une épaisseur relativement variable, puisqu'elle oscille entre 75 et 200 Å. Sa surface interne est lisse ; sa surface externe est irrégulière, grumeleuse, et porte de petites expansions dressées, les "microbacules", d'autant plus abondantes, semble-t-il, que la périspore est épaisse. Les microbacules sont hauts de 150 à 250 Å et larges de 80 (Pl.25, fig.3,4). Sur les coupes tangentielles de la périspore où ils sont vus en bout, ces microbacules présentent une section circulaire et un centre clair (Pl.25, fig.3) : ce sont donc de courts tubules, creux ou remplis d'une substance transparente aux électrons.

Dans les conditions normales, la périspore est plaquée contre l'exospore, mais l'adhérence entre les deux parois est certainement

assez faible. Le long des arêtes vives du relief exosporal, la périspore forme de petits plis dressés, hauts d'environ 0,2 µ (Pl.24, fig.5 et Pl.25, fig.4).

Les épines se trouvent toutes sur les sommets arrondis des protubérances de l'exospore. Elles se dressent perpendiculairement à la surface de la paroi sous-jacente. Elles ont la forme de cônes plus ou moins effilés ; leur base est large de 0,2 à 0,4 µ, et leur hauteur, très variable, peut atteindre 1 µ. Elles paraissent assez fragiles et cassantes : beaucoup sont tronquées, et on rencontre çà et là sur les coupes les sommets détachés des cônes. On trouve également des bases d'épines détachées de l'exospore, ainsi que des épines dissociées.

Aux grandissements moyennement élevés, les épines paraissent striées longitudinalement (Pl.25, fig.5). Sur les sections transversales d'épines entières, on distingue de nombreux petits points clairs circulaires, enrobés dans une substance compacte sombre. Comme le montrent plus nettement les épines désorganisées (Pl.25, fig.6), chaque épine est constituée d'un grand nombre d'éléments distincts. Ces éléments ont apparemment une structure tubulaire : en coupe transversale, ils présentent un axe central clair dont le diamètre est de l'ordre d'une trentaine d'Angstroems, entouré par un manchon de substance plus sombre ; ils sont simples pour la plupart, mais quelques-uns se dédoublent en deux branches identiques. Peut-être s'agit-il réellement de tubules ; mais il est tout aussi plausible que chacun de ces éléments soit constitué par un cylindre d'une substance très transparente aux électrons, enveloppé dans une substance différente, plus opaque, jouant le rôle de ciment.

Ces éléments présentent quelque analogie avec les microbacules : ils ont la même organisation (axe clair entouré par un manchon plus sombre), des diamètres comparables, une disposition identique (les uns et les autres se dressent perpendiculairement à la surface sous-jacente). Il est donc possible que les épines soient constituées par des sortes de "microbacules" groupés en faisceaux et beaucoup plus allongés que les microbacules proprement-dits.

Cependant, dans la majorité des cas, l'extrémité inférieure des faisceaux paraît reposer directement contre l'exospore, alors que les microbacules sont portés par la périspore. D'autre part, la surface des épines est certainement recouverte par la couche périsporale : elle porte de petites expansions dressées identiques aux microbacules de cette couche. Les éléments des faisceaux se seraient donc formés en-dessous de la périspore, et non en-dessus comme les microbacules isolés...(1)

Les clichés de la surface des spores d'*Os. regalis* obtenus au moyen du microscope électronique à balayage corroborent les observations réalisées sur les sections ultra-fines (Pl.26, fig.2). Toute la surface de la périspore paraît parsemée de petites verrues correspondant (?) aux microbacules. Les épines de tailles diverses sont groupées sur les sommets du relief ; certaines d'entre elles sont tronquées et les extrémités détachées sont dispersées çà et là sur la surface de la paroi.

Au cours de l'acétolyse, la périspore se détache souvent de l'exospore, mais aucun de ses constituants n'est détruit par ce traitement. On reconnaît parfaitement sur les sections la couche périsporale continue, les microbacules et les épines (Pl.26, fig.5, 6,7). Tous les éléments de la paroi qui s'est organisée à l'extérieur de l'exospore sont donc acéto-résistants.

C. La pseudo-endospore et l'endospore.

La paroi qui s'est formée tardivement à la surface du plasmalemme sporal isole complètement la cellule vivante de l'exospore.

---

(1) - Un fait, souvent constaté mais non interprété jusqu'ici de façon satisfaisante, doit être signalé : les épines adhèrent manifestement beaucoup plus fort à l'exospore que ne le fait la couche continue de la périspore (voir Pl.26, fig.5 et Pl.27, fig.1,2).

A maturité, elle a une épaisseur de l'ordre de 0,2 µ, identique sur toutes les faces des spores. Elle présente un aspect densément granulaire, mais il semble fréquemment que les granules dissimulent une trame fibrillaire orientée parallèlement à la surface. Elle est détruite par l'acétolyse.

Plusieurs raisons ont conduit à nommer cette paroi "pseudo-endospore". Elle ne présente pas de façon nette les réactions caractéristiques des parois cellulosiques. D'autre part, elle ne joue pas, au cours de la germination sporale, le rôle dévolu par définition à l'endospore, ainsi que le démontrent les coupes de spores germées.

Après germination, cette pseudo-endospore reste généralement plaquée contre la face distale de l'exospore ; elle semble, à ce niveau, légèrement dilatée, probablement du fait de l'augmentation de sa teneur en eau, et montre beaucoup plus nettement une structure fibrillaire (Pl.27, fig.1). Dans la région proximale, elle est détachée de l'exospore et forme autour des premières cellules du jeune gamétophyte une sorte de gaine lâche qui se prolonge plus ou moins longuement au-delà de l'aperture béante (Pl.27, fig.2). Cette portion de la pseudo-endospore paraît distendue ; elle s'effiloche en lambeaux autour d'une large déchirure qui livre passage au filament germinatif et au premier rhizoïde.

Il semble donc que cette paroi joue un rôle essentiellement passif au cours de la germination. Dans un premier temps, elle s'étire en doigt de gant sous la poussée des cellules qui se développent hors de l'exospore, puis elle se déchire quand ses possibilités d'élongation sont dépassées. Son développement paraît définitivement terminé dès la libération des spores ; en outre, au cours de la germination sporale, elle perd tout contact avec le plasmalemme cellulaire.

En effet, la cellule sporale est recouverte à ce moment par une paroi néoformée, dont l'épaisseur est de l'ordre de 0,3 µ (Pl.27, fig.1,2). Cette paroi présente les réactions de la cellulose ; elle se prolonge autour et entre les cellules du jeune gamétophyte au fur et à mesure de leur formation.

Cette paroi cellulosique est sans aucun doute l'endospore (cf. Ch.I) : elle est la plus interne des parois sporales, elle n'est pas acéto-résistante, et elle se confond avec la paroi entourant les cellules du gamétophyte.

Les spores "mûres" d'*Os. regalis* sont donc dépourvues d'endospore. L'élaboration de cette paroi n'a pas lieu au cours de la sporogenèse, mais seulement au moment de la germination sporale.

STRUCTURE DES PAROIS SPORALES MURES D'AUTRES ESPECES D'*OSMUNDALES*.

J'ai pu seulement étudier les spores de trois espèces de *Leptopteris* : *L. fraseri*, *L. hymenophylloides*, *L. superba*. Ces spores proviennent des Jardins Botaniques Royaux de Kew (1970).

Toutes ces spores sont trilètes, globuleuses, ornées de fines protubérances dressées. L'épaisseur de l'exospore, la densité et la hauteur des protubérances varient très légèrement d'une espèce à l'autre. Sur les sections ultra-fines, elles présentent toutes trois des structures identiques : je me bornerai donc à décrire la structure des parois sporales d'une seule espèce, *Leptopteris fraseri* (H & G) Presl. (Pl.28).

L'épaisseur moyenne de l'exospore, entre les protubérances, est de 1,2 µ sur la face proximale des spores, de 1 µ sur leur face distale. Les protubérances sont constituées par des excroissances de l'exospore ; leur hauteur, mesurée à partir de la face interne de la paroi, peut dépasser 3,5 µ. Le bourrelet apertural est plus proéminent que chez *Os. regalis* ; il porte des expansions en forme de pains de sucre, de telle sorte que les sections de la région aperturale présentent des aspects très divers (Pl.28, fig.1,3). A proximité du pôle proximal, le bourrelet est surmonté d'une arête médiane peu développée (Pl.28, fig.3).

L'exospore interne est plus fine que chez *Os. regalis* : son épaisseur est de l'ordre de 800 Å à la base du pli proximal, et ne dépasse pas 350 - 400 Å au sommet du pli (Pl.28, fig.1,2). Le sommet du pli proximal paraît formé d'un seul feuillet ; il n'est

enveloppé par aucun feuillet appartenant à l'exospore moyenne, et est recouvert directement par l'exospore externe. Comme chez *Os. regalis*, l'étendue de la partie du pli qui n'est pas recouverte par l'exospore moyenne diminue depuis la région du pôle proximal (Pl.28, fig.3) jusqu'aux extrémités des rayons aperturaux.

Les feuillets de l'exospore moyenne sont généralement peu visibles. Les alvéoles de cette couche, remplis d'une substance opaque aux électrons, sont par contre très nets quelles que soient leurs dimensions. Des fissures étroites se détachent des alvéoles en rayonnant dans toutes les directions (Pl.28, fig.3, en particulier). Le nombre, l'étendue et la disposition de ces fissures laissent supposer que la conformation de l'exospore moyenne de *Leptopteris* est quelque peu différente de celle d'*Os. regalis*. Les feuillets superficiels sont probablement peu nombreux, et devaient limiter initialement des alvéoles relativement grands. La substance qui s'est accumulée sur ces feuillets au cours de la phase de comblement des alvéoles a dû se répartir en amas séparés, au lieu de se déposer uniformément sur toute la surface des feuillets (on verra plus loin comment un ensemble de fissures présentant quelques analogies avec celui-ci s'édifie dans une zone particulière de l'exospore de *Blechnum spicant*). La limite externe de l'exospore moyenne est, suivant les spores, tantôt très nette, tantôt presque indistincte (comparer sur la Pl.28, la fig.3 aux fig.1 et 2).

L'exospore externe représente plus de la moitié de l'épaisseur de la paroi entre les protubérances de l'ornementation ; elle constitue également ces protubérances elles-mêmes. Elle est traversée par des canaux et des fissures étroites qui vont de l'exospore moyenne jusqu'à la surface externe de la paroi. Les canaux et les fissures sont particulièrement abondants sur la face proximale des spores ; leurs orifices superficiels se situent au niveau des parties planes de l'exospore ou dans la région inférieure des protubérances du relief.

La périspore (les trois espèces de *Leptopteris* qui ont été étudiées possèdent des périspores ayant la même structure) présente

de nombreuses analogies avec la périspore d'*Os. regalis* : comme cette dernière, elle comprend une fine couche continue recouvrant complètement l'exospore, et des épines dressées sur le sommet des protubérances de l'ornementation exosporale.

La couche continue a une épaisseur qui oscille entre 75 et 300 Å ; elle porte des petites expansions, très fines et peu nettes, qui correspondent vraisemblablement aux microbacules de la périspore d'*Os. regalis*. Elle se détache facilement de l'exospore, contre laquelle elle doit normalement être plaquée.

Les épines mesurent entre 0,3 et 0,6 µ de haut. Leur structure est analogue à celle des épines d'*Os. regalis* (Pl.28, fig.4), mais les éléments qui constituent les faisceaux sont plus fins (comme les microbacules...) que chez cette dernière espèce : la striation longitudinale des épines est très serrée et peu visible. Les épines sont recouvertes par la couche périsporale continue ; cette couche est particulièrement nette sur le cliché présenté. Par contre, aucune section ultra-fine n'a permis d'observer parfaitement les détails structuraux de la base des épines ; il est probable, mais non certain, que l'extrémité inférieure des faisceaux repose directement sur l'exospore. Comme chez *Os. regalis*, beaucoup d'épines de *Leptopteris* sont tronquées plus ou moins obliquement.

Une pseudo-endospore dont l'épaisseur est de l'ordre de 1000 Å sépare le cytoplasme sporal de l'exospore interne.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

CHAPITRE IV

ETUDE DES PAROIS DE SPORES DE FILICALES (FILICINEES LEPTOSPORANGIEES ISOSPOREES.)

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

Formation des parois sporales de Blechnum spicant.

§- Formation de l'exospore. L'infrastructure feuilletée est réduite à un seul feuillet continu : la paroi ne comprend donc que deux couches.

- couche interne : constituée par le feuillet unique ;

- couche externe : le mode de formation de sa partie profonde (strate fissurée) entraîne la création d'un réseau de cavités.

§- Formation de la périspore, postérieure à celle de l'exospore. Cette paroi complexe se forme en deux temps :

- élaboration d'une couche d'"écailles" contre l'exospore ;

- formation d'un ensemble de feuillets anastomosés entre eux et avec la couche d'écailles sous-jacente.

§- Formation de la pseudo-endospore (non continue) et de l'endospore : différées jusqu'à la germination sporale.

Structure des parois sporales mûres de B. spicant.

Les différents éléments constitutifs des parois sporales sont identifiables dans les spores mûres.

Structure des parois sporales mûres chez diverses espèces de ce groupe.

- exospore : les caractères fondamentaux de la structure exosporale sont identiques dans toutes les spores étudiées, sauf chez les Gleichéniacées qui possèdent une couche alvéolée réduite.

- périspore : cette paroi est très diversifiée, mais elle existe chez toutes les espèces dont les spores ont été étudiées.

.-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

FORMATION DES PAROIS DE LA SPORE DE *BLECHNUM SPICANT* (L.) ROTH.

Les spores des Filicales présentent des caractères très variés. On trouve dans ce groupe des spores trilètes ou monolètes, à exospore lisse ou ornementée, avec ou sans périspore visible au moyen du microscope photonique.

Il ne m'était pas possible d'étudier de façon complète la morphogenèse de ces différents types de spores. J'ai donc choisi d'approfondir l'étude de la sporogenèse chez *Blechnum spicant* (L.) Roth ; les spores de cette espèce sont des spores monolètes possédant une exospore lisse et une périspore complexe. Par ailleurs, l'observation de plusieurs stades de la morphogenèse sporale chez diverses espèces de Filicales m'a permis de comparer, partiellement du moins, les processus de formation de la plupart des types de spores.

Trois notes préliminaires concernant essentiellement l'exospore de *B. spicant* (cf. Ch.I, "Recherches personnelles") sont complétées par de nouvelles observations sur la genèse de cette paroi et par une étude de la formation et de la structure des autres parois sporales.

Avant d'étudier la morphogenèse des parois sporales chez *B. spicant* au moyen du microscope électronique, j'avais abordé ce

problème en utilisant uniquement le microscope photonique (travaux non publiés). Le microscope électronique a permis d'obtenir un "recoupement" parfait des observations antérieures ; il a en outre fourni un grand nombre de renseignement nouveaux, parmi lesquels quelques-uns seulement avaient pu être à peine pressentis au cours de l'étude photonique. Il semble donc inutile de revenir sur cette étude ; elle sera seulement évoquée dans les cas où les coupes sériées permettent une meilleure interprétation de la conformation des tétrades et des tétraspores que les coupes ultra-fines.

Une partie des sporanges de *B. spicant* qui ont été étudiés provient de plantes cultivées en pleine terre à Toulouse depuis plusieurs années. Ces plantes sont originaires de Hontanx (Landes), localité située sur la bordure orientale des Landes de Gascogne. Une quantité à peu près égale de sporanges a été prélevée dans les stations d'origine des plantes cultivées. Quelques lots de sporanges ont été récoltés dans les Pyrénées centrales. Quelle que soit leur provenance, les divers lots de matériel ont donné des résultats identiques.

A. Les tétrades après la fin de la cytocinèse des cellules-mères.

Alors que l'on peut observer dans un même sporange différents stades de la méiose, les décalages existant entre les cellules-mères s'atténuent puis disparaissent à la fin de la cytocinèse donnant naissance aux tétraspores. Dès ce moment, toutes les tétrades de chaque sporange présentent les mêmes caractéristiques ; elles évolueront simultanément jusqu'à la maturation des spores.

Environnement. Au moment de leur formation, les tétrades sont complètement isolées l'une de l'autre par des travées plus ou moins épaisses du tapis. Les loges tétradiques sont donc délimitées très précocement chez *B. spicant* (elles le sont déjà, en fait, dès la seconde division de la méiose).

La paroi spéciale est peu épaisse, mais semble douée d'une plasticité assez grande. Son aspect varie notablement en fonction du mode de fixation.

Après fixation par la formaldéhyde et post-fixation par l'acide osmique (analogue à celle pratiquée sur les tétrades d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis*), la paroi qui enveloppe chaque tétrade paraît constituée d'un réseau dense de fibrilles anastomosées portant quelques granules sombres (Pl.29, fig.2). Cette couche fibrillaire a une épaisseur qui oscille, normalement, entre 700 et 1000 Å. Quand, sur les coupes, l'espace existant entre les faces distales des tétraspores et la surface du tapis est réduit à environ 500 Å, la paroi spéciale remplit toute la largeur de l'intervalle sans paraître anormalement comprimée. Quand, inversement, cet espace est très grand, la paroi spéciale est séparée du tapis par un espace clair traversé par quelques fibrilles, tandis que la zone profonde de la paroi, proche des tétraspores, est distendue en un réseau plus ou moins lâche.

La paroi qui sépare l'une de l'autre les quatre cellules-filles de chaque tétrade comprend plusieurs parties. Dans sa région médiane, les matériaux initialement contenus dans les vésicules de la plaque cellulaire de la cellule-mère forment une nappe discontinue d'amas granuleux denses associés à une trame fibrillaire (Pl.29, fig.2,3). De part et d'autre de cette nappe, la paroi intersporale est constituée par un réseau lâche de fibrilles identiques à celles qui forment la paroi enveloppant les tétrades. Le plasmalemme des tétraspores est bordé par une frange irrégulière composée de fibrilles plus resserrées et plus chargées de granules.

Après fixation par le permanganate de potassium, le réseau fibrillaire de la paroi spéciale n'apparaît pas. Les substances provenant de la plaque cellulaire et celles qui bordent les tétraspores sont visibles ; elles présentent un contraste relativement élevé et une apparence granuleuse (Pl.29, fig.1).

Après fixation par l'acide osmique seul, l'aspect des différentes parties de la paroi spéciale change encore. La trame fibrillaire se devine à peine ; la paroi est essentiellement matérialisée par un pointillé de granules irrégulièrement répartis (Pl.30, fig.1, 2,6,7). La frange qui borde les tétraspores n'apparaît pas ; les substances issues des vésicules de cytocinèse sont en général peu visibles à ce stade.

Forme des tétraspores. Comme dans toutes les tétrades donnant naissance à des spores monolètes, les jeunes tétraspores ont la forme de "quartiers de pomme" aux arêtes émoussées. Elles possèdent, et conserveront par la suite, deux plans de symétrie perpendiculaires passant tous deux par les pôles proximal et distal. La face proximale des tétraspores dessine un dièdre dont l'arête marque l'emplacement de la future aperture.

La disposition des tétraspores dans les diverses tétrades d'un sporange est variable. Les tétrades de *B. spicant* sont des tétrades "décussées" (Van Campo 1957), mais elles sont décussées soit "à angle droit" (Pl.30, fig.1), soit "à angle variable" (Pl.29, fig.1), cet angle prenant une valeur particulière pour chaque tétrade.

Ces variations sont dues au fait que les deux fuseaux achromatiques de la seconde mitose de la méiose ne sont pas toujours disposés à angle droit, comme on l'admet généralement. Ces fuseaux sont au contraire orientés de façon très diverse l'un par rapport à l'autre, ainsi que le montrent les sections ultra-fines ou, mieux, les coupes sériées observées au moyen du microscope photonique.

Si ce phénomène entraîne une certaine diversité dans la conformation des tétrades, il n'a aucune incidence ni sur l'évolution des tétraspores, ni sur la morphologie ou la structure des parois sporales.

Surface des tétraspores. Le plasmalemme des tétraspores dessine de nombreuses petites sinuosités. Après fixation par la formaldéhyde et l'acide osmique, il est bordé de façon plus ou moins discontinue par la frange granulo-fibrillaire dense mentionnée plus haut (Pl.29, fig.2,3) ; il porte des amas de vésicules extracellulaires, concentrés généralement dans la région équatoriale des tétraspores (Pl.29, fig.2). Après fixation par le permanganate de potassium, on retrouve contre les tétraspores une frange granuleuse sans trace de fibrilles, au sein de laquelle les vésicules extracellulaires sont peu distinctes. Par contre, la frange n'est pas visible autour des tétraspores fixées par l'acide osmique seul : on n'observe près de leur surface que quelques granules épars et des

fibrilles très faiblement contrastées ; les vésicules extra-cellulaires paraissent très peu nombreuses après ce mode de fixation...

Au niveau de l'arête du dièdre proximal des tétraspores où s'organisera l'aperture sporale, l'existence à l'intérieur du plasmalemme d'un liseré hyaloplasmique distinct du hyaloplasme banal n'a pu être mise en évidence de façon certaine. Mais cette zone des tétraspores est par contre toujours caractérisée par la présence d'une nappe du reticulum endoplasmique s'étendant à peu près parallèlement au plasmalemme, à quelque distance de celui-ci (Pl.29, fig.1).

Les tétraspores conservent la disposition et la forme acquises à la suite de la cytocinèse pendant un temps assez long. Le seul changement appréciable se produisant au cours de cette période est une augmentation progressive de la distance qui sépare les faces proximales des tétraspores de chaque tétrade.

B. Formation de la crête cytoplasmique proximale, avant l'apparition des premiers éléments de l'exospore.

La phase de "repos" apparent des jeunes tétrades est suivie d'une période durant laquelle les tétraspores paraissent déployer une activité beaucoup plus intense. Dans un premier temps, cette activité se traduit seulement par une modification du contour des tétraspores : une crête cytoplasmique très développée s'édifie sur la face proximale des tétraspores, mais ce phénomène ne s'accompagne de la formation d'aucun élément de paroi à l'extérieur du plasmalemme tétrasporal.

Environnement. La migration du cytoplasme du tapis entre les tétrades s'est poursuivie : la plupart des cloisons séparant les loges tétradiques ont acquis une épaisseur de plusieurs microns, alors que certaines d'entre elles étaient encore très fines au stade précédent. La surface du tapis dessine, dès ce moment, une légère saillie en face des espaces séparant les tétraspores de chaque tétrade.

Le diamètre des tétrades a quelque peu augmenté ; cela provient essentiellement du développement de la partie de la paroi spéciale qui se trouve entre les faces proximales des tétraspores. Il y a eu certainement à ce niveau un apport important de substance identique à celle qui était déjà en place. La paroi spéciale périphérique s'est elle-même légèrement élargie, mais plutôt, semble-t-il, du fait d'une sorte de gonflement du matériel préexistant que grâce à un apport nouveau de substance.

Forme. Le volume des tétraspores n'a pas augmenté de façon sensible. Au cours de cette période, le contour de leur face proximale se modifie progressivement. Le cytoplasme tétrasporal amorce, de part et d'autre de l'arête du dièdre proximal, un mouvement de retrait (Pl.30, fig.1) qui s'accentue et conduit à la formation d'une crête cytoplasmique rectiligne. Quand elle est complètement formée, cette crête est étroite, très pincée à son sommet et haute de plusieurs microns au voisinage du pôle proximal (Pl.30, fig.2) ; elle s'atténue et s'émousse vers ses deux extrémités (Pl.30, fig.3).

Surface des tétraspores. Malgré des essais répétés, j'ai obtenu un seul lot de matériel renfermant des sporanges fixés au moment où la formation de la crête proximale s'achève. Ce lot avait été fixé par l'acide osmique seul. Dans ces conditions, la frange granuleuse dense bordant les tétraspores n'apparaît pas ; la trame fibrillaire très peu contrastée de la paroi spéciale s'étend sans présenter de modifications notables jusqu'au voisinage du plasmalemme tétrasporal (Pl.30, fig.3,4).

Les flancs de la crête proximale sont presque lisses (Pl.30, fig.2,3), tandis que sur le reste de la surface tétrasporale, en particulier au niveau de la face distale, le plasmalemme présente un contour très sinueux (Pl.30 fig.2,6,7).

La nappe de reticulum endoplasmique observée au niveau de l'arête du dièdre proximal des très jeunes tétraspores se trouve maintenant dans la crête proximale. Elle s'est quelque peu rapprochée du plasmalemme dont elle est séparée par une couche de hyaloplasme épaisse de 100 à 300 Å. Elle est continue d'un flanc à l'autre

de la crête ; elle se prolonge longuement de part et d'autre du sommet dans la région du pôle proximal mais son étendue se réduit vers les extrémités de la crête (Pl.30, fig.3).

A ce stade, on ne trouve trace en aucun point de la surface tétrasporale ni de feuillets, ni même de fragments de pellicules laissant présager un début d'organisation de l'exospore. La formation de la crête proximale est donc, chez *B. spicant*, antérieure à l'apparition des premiers éléments de paroi sporale.

C. Mise en place du pli proximal ; formation de la couche interne de l'exospore.

Comme dans le cas du stade précédent, un seul lot de sporanges-fixé, celui-ci, par la formaldéhyde et post-fixé par l'acide osmique- m'a permis d'observer un stade relativement précoce de l'édification de l'infrastructure de l'exospore, et le retrait, presque simultané, du cytoplasme de la crête proximale. Par contre, j'ai pu étudier dans plusieurs lots de sporanges, de provenance diverse et fixés de différentes façons, la fin de la mise en place du pli proximal ainsi que l'achèvement de la formation de la couche interne de l'exospore qui suit de peu l'établissement du pli.

Environnement. Dans les loges tétradiques, la saillie formée par le tapis en face de la paroi intersporale se développe progressivement. L'augmentation du volume des tétrades reste peu sensible pendant un premier temps, mais s'accélère au moment de la fin du retrait du cytoplasme hors du pli proximal.

Le contenu des vésicules de la plaque cellulaire occupe toujours la partie médiane de l'espace intersporal (Pl.31, fig.1). Il forme d'étroites nappes de fibrilles anastomosées sur lesquelles les granules semblent plus régulièrement répartis qu'ils ne l'étaient auparavant.

La densité du réseau formant la paroi spéciale périphérique diminue de plus en plus : au moment de la mise en place du pli, les tétraspores sont enveloppées de toutes parts par un réseau fibrillaire très lâche portant de fins granules.

Forme. Lorsque la crête proximale se résorbe, elle laisse à son emplacement un repli formé par une fine membrane. Dans la région du pôle proximal, le repli est très pincé à son sommet, nettement élargi dans sa partie médiane et un peu resserré à sa base (Pl.31, fig.1,2) ; vers les extrémités de la crête, le sommet pincé du repli est plus court, et sa partie inférieure plus renflée.

Le phénomène de pincement qui va entraîner la formation d'un pli étroit débute au sommet du repli dans la région polaire. Ce phénomène s'étend à partir du pôle proximal, à la fois du sommet vers la base du repli, et du centre de la face proximale vers les deux extrémités du repli (c'est là un bel exemple de phénomène se propageant du pôle proximal vers les extrémités de l'édifice aperturaL). De ce fait, à un moment donné, le repli sera à peu près complètement fermé sur lui-même dans la zone polaire, alors qu'il sera encore plus ou moins ouvert vers le cytoplasme tétrasporal près de ses extrémités. Ce processus a une incidence sur l'évacuation du matériel résiduel abandonné par le cytoplasme au cours de son reflux hors du repli ; je reviendrai ultérieurement sur ce point.

A la fin de cette phase de la sporogenèse, le repli est refermé sur lui-même sur toute sa longueur. Il constitue le "pli proximal", qui forme une étroite lame rectiligne et continue d'un bout à l'autre de la face proximale des tétraspores.

Jusqu'ici, les techniques de préparation n'entraînaient que de faibles déformations des tétraspores. Mais dès la fin de la mise en place du pli proximal, elles provoquent la rétraction du système vacuolaire qui s'organise dans le cytoplasme tétrasporal : celui-ci se contracte fortement, entraînant la mince paroi qui s'est formée à sa surface. Sauf dans la région aperturale où elle conserve sa disposition naturelle, cette paroi forme de multiples plis étroits : elle est manifestement très souple, à ce stade, au niveau des zones équatoriales et de la face distale des tétraspores.

Paroi. Trois stades, probablement rapprochés, de la formation de l'infrastructure de l'exospore ont pu être étudiés de façon détaillée.

a) Ebauche de l'infrastructure (Pl.31, fig.1 à 4).

Au moment du retrait du cytoplasme de la crête proximale, les tétraspores sont enveloppées par une couche continue mais présentant néanmoins, à ce stade, des caractères "juvéniles" qui disparaîtront rapidement par la suite.

Cette couche s'est organisée à proximité immédiate du plasmalemme tétrasporal ; elle sépare maintenant ce dernier de la frange fibrillo-granulaire dense que la fixation aldéhydique avait antérieurement mise en évidence à la périphérie des jeunes tétraspores.

Dans la partie supérieure du pli déjà plus ou moins resserrée, elle a une épaisseur inférieure à 100 Å (Pl.31, fig.2,3). Elle paraît constituée de deux pellicules parallèles (') , séparées par un espace clair représentant environ la moitié de l'épaisseur totale de la couche (Pl.31, fig.3). Les deux pellicules sont d'égale épaisseur ; elles s'étendent sans discontinuités d'un côté à l'autre du sommet du repli, et ne montrent, normalement, aucun chevauchement ni accident d'aucune sorte.

En dessous de la partie resserrée du repli, la pellicule interne est légèrement épaissie. Par endroits, l'ensemble des deux pellicules présente de petits chevauchements, comme si deux portions distinctes de la couche s'étaient raccordées l'une à l'autre en se superposant sur une courte distance (Pl.31, fig.2,3). Vers le bas de la région renflée du repli, l'épaississement de la pellicule interne est de plus en plus marqué, et l'espace clair séparant les deux pellicules est presque imperceptible.

Enfin, au niveau de la base du repli et sur la face proximale des tétraspores, les pellicules se fondent en un feuillet d'aspect homogène, dont l'épaisseur est de l'ordre de 200 Å (Pl.31, fig.2).

(') - Ou d'une seule pellicule tripartite relativement large : voir Ch.VI, à "Infrastructure feuilletée de l'exospore", les réserves qui paraissent devoir être faites concernant la valeur exacte de ces deux pellicules.

Sur la face distale des tétraspores, la couche néoformée a la même épaisseur et la même organisation que dans la partie renflée du repli : elle est constituée de deux pellicules distinctes ; la pellicule interne est plus épaisse que l'autre ; l'ensemble bipelliculaire présente çà et là des chevauchements de faible étendue (Pl.31, fig.4).

b) L'infrastructure de l'exospore à la fin du retrait du cytoplasme de la crête proximale (Pl.31, fig.5,6).

Lorsque le pli proximal se referme, la couche continue est épaisse de 300 à 350 Å dans la région de la base du pli, plus fine (150 - 200 Å) dans la partie médiane du pli et sur la face distale des tétraspores, plus fine encore au sommet du pli. Elle présente en tous ses points un aspect homogène, analogue à celui qui caractérisait auparavant les régions proches de la base du repli. Tant dans la partie supérieure du pli que sur la face distale des tétraspores, on ne trouve généralement plus trace de la structure tripartite visible au stade précédent.

Les deux côtés du pli sont plus ou moins sinueux et l'espace enclos entre eux a une largeur variable. Vers la base du pli, cet espace renferme quelques "nodules" de tailles diverses, constitués par une substance qui présente un contraste et une texture analogues à ceux de la couche interne.

c) L'infrastructure de l'exospore peu après la fin de la mise en place du pli proximal (Pl.32, fig.1,2).

L'épaississement de la couche continue s'est poursuivi : elle atteint une épaisseur de 350 à 500 Å dans la partie inférieure du pli et sur la face proximale ; elle reste nettement plus fine dans la région supérieure du pli et sur la face distale des tétraspores. Elle paraît homogène et compacte. Les petits chevauchements observés lors du retrait du cytoplasme hors du pli en formation n'ont laissé aucune trace.

On peut cependant observer çà et là, sur de courtes distances, une lamelle superficielle isolée du reste de la couche par un étroit espace clair. Dans leur quasi-totalité, ces sortes de clivages se

trouvent à proximité immédiate de la base du pli proximal, soit sur le pli lui-même, soit sur la partie de la couche couvrant la face proximale des tétraspores (Pl.32, fig.1). La signification exacte de ces clivages demeure indéterminée : ils peuvent ou bien provenir de l'oblitération incomplète de l'espace séparant les deux pellicules, ou bien correspondre à la trace de chevauchements plus étendus que les précédents.

Les deux côtés du pli proximal sont devenus rectilignes ; ils délimitent un espace régulier, large d'environ 200 Å, la fente aperturale. Cette fente est occupée par quelques granules. Elle est interrompue à sa partie supérieure par le reploiement de la couche continue. Elle s'évase très légèrement à son extrémité inférieure ; cet évasement et l'espace voisin laissé libre par le plasmalemme quelque peu incurvé sous le pli sont occupés par les nodules qui ont été refoulés là par l'étrécissement de la fente. Les interstices existant entre les nodules sont comblés par des granules auxquels se mêlent quelques fragments de membrane structurés comme le plasmalemme. Cet ensemble de matériaux divers rassemblés sous le pli proximal constitue l'amas sous-aperturaI (Pl.32, fig.1,5,7). Les granules qui se trouvent dans la fente et dans l'amas sous-aperturaI sont très sombres après fixation aldéhydique, mais ils sont à peine visibles après fixation osmique simple (comparer sur la Pl.32, les fig.1 et 5).

A ce stade, l'édification de l'infrastructure de l'exospore de *B. spicant* est terminée. En dehors des petits chevauchements mentionnés plus haut, il ne s'est formé en aucun point de membranes ou de feuillets superposés, contrairement à ce qui se passe chez les deux autres espèces étudiées (aucun nouveau feuillet ne s'organisera par la suite : chez toutes les Filicinées dont j'ai pu étudier tout ou partie de la sporogenèse, l'extension de l'édifice feuilleté s'interrompt toujours avant la fin de la mise en place du pli proximal).

Bien que les premières phases de la genèse de l'infrastructure de l'exospore n'aient pas été observées, les indications fournies par les trois stades décrits ci-dessus permettent d'imaginer sans

grand risque d'erreurs l'ensemble du processus de sa formation. Sur ce plan, le plus précoce des trois stades est particulièrement instructif.

L'élaboration de l'infrastructure débute très certainement par la formation d'une "membrane" constituée de deux pellicules très fines, parallèles, séparées par un espace clair (ou d'une seule pellicule tripartite...) : cette structure est encore visible au sommet du repli.

La membrane s'organise vraisemblablement par fragments isolés, épars sur la surface des tétraspores. Ces éléments membranaires s'étendent, se rejoignent et se raccordent l'un à l'autre, peut-être parfois bout-à-bout, mais le plus souvent en se superposant, comme en témoignent les petits chevauchements visibles au niveau de la région moyenne du repli et sur la face distale des tétraspores. (La portion de membrane constituant le sommet du repli ne présente pas, en règle générale, d'accidents de cet ordre : il semble que cette partie de la couche interne dérive d'un unique élément membranaire continu d'un bord à l'autre du sommet. Le même fait a déjà été constaté chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*).

La membrane s'épaissit par apport de substance au niveau de sa face interne, ainsi qu'on peut s'en rendre compte dans la région moyenne du repli et sur la face distale des tétraspores.

L'épaississement se poursuivant, la structure de la membrane s'estompe peu à peu et cette dernière se transforme en "feuillet" analogue aux feuillets des deux autres espèces étudiées. En même temps, les traces des raccordements entre les éléments membranaires initiaux disparaissent. Ce stade est d'abord atteint au niveau de la base du repli et sur la face proximale des tétraspores, puis, avec un certain retard, dans la partie supérieure du repli et sur la face distale.

A l'exception des plus précoces d'entre elles, les différentes étapes de l'organisation du feuillet sont visibles simultanément à la périphérie des tétraspores fixées avant la fin de la disparition de la crête proximale. Cela laisse supposer que les éléments de membrane se différencient dans un premier temps au niveau

de la partie basale du repli et sur la face proximale, et qu'ils s'organisent plus tardivement sur la face distale. Aux stades ultérieurs, la partie distale de l'exospore se développe manifestement avec un temps de retard important par rapport à sa partie proximale : il est très probable que ce décalage existe dès les premières phases de la formation de cette paroi.

L'état "juvénile" de la membrane au sommet du repli n'implique pas forcément qu'elle s'est formée à ce niveau plus tard que sur la face distale : il est certain, au contraire, que son apparition est assez précoce, et antérieure au retrait du cytoplasme du sommet de la crête proximale. Mais, comme dans le cas des tétraspores des autres espèces étudiées, la partie de l'infrastructure qui forme le sommet du pli proximal évolue beaucoup plus lentement que ses autres parties.

A très peu de choses près, le feuillet qui s'édifie autour des tétraspores de *B. spicant* se forme donc, selon toutes apparences, de la même manière que les divers feuillets de l'infrastructure des exospores d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis*.

Mais *B. spicant* présente deux particularités remarquables. D'une part, le processus de la formation de l'infrastructure débute, chez cette espèce, beaucoup plus tardivement que chez les deux autres. Ce processus se déclenche vraisemblablement très peu de temps avant le retrait du cytoplasme de la crête proximale : cette dernière a atteint à peu près la hauteur du futur pli et est devenue très étroite à son sommet sans qu'aucun élément de paroi n'apparaisse au voisinage du plasmalemme tétrasporal.

D'autre part, il ne se forme qu'un seul feuillet à la périphérie des tétraspores de *B. spicant*. Ce feuillet parfaitement continu constitue la couche interne de l'exospore, et représente, à lui seul, toute l'infrastructure feuilletée de l'exospore : il n'y a donc pas, chez cette espèce, de couche alvéolée analogue à celle des deux autres espèces étudiées.

L'infrastructure feuilletée est donc extrêmement simplifiée chez *B. spicant*. On peut considérer que les petits chevauchements

membranaires qui se fondent par la suite dans l'épaisseur du feuillet représentent des vestiges d'un édifice plus complexe. En outre, les clivages très fins visibles par endroits dans la région superficielle de la couche interne à proximité de la base du pli proximal pourraient avoir une valeur analogue.

Au cours de son élaboration, la couche interne de l'exospore est séparée du plasmalemme tétrasporal par un espace peu important mais plus ou moins irrégulier (Pl.31, fig.2,4,5). Lorsque cette couche achève sa formation, l'intervalle qui la sépare de la cellule vivante devient très étroit (environ 100 Å de large) et régulier sur tout le pourtour des tétraspores (Pl.32, fig.2,8).

Les vésicules extra-cellulaires existant avant l'édification de la couche interne se concentrent dans quelques poches formées par invagination du plasmalemme.

J'ai indiqué plus haut que le repli proximal se resserrait du pôle proximal vers ses extrémités latérales : ce mouvement repousse vers le bas et vers les deux bouts du pli un certain nombre de fragments de membranes plasmiques et de vésicules abandonnées par le cytoplasme de la crête au cours de son reflux. Quelques-uns de ces éléments vont se mêler au matériel qui s'amasse sous la fente aperturale. La plupart d'entre eux sont regroupés sous les extrémités du pli proximal dans des invaginations du plasmalemme identiques à celles qui renferment les vésicules extra-cellulaires (Pl.31, fig.6). Il est possible que ces différentes poches fusionnent entre elles par la suite.

D. Formation de la couche externe de l'exospore.

Etant donné l'absence d'édifice feuilleté à la périphérie de la couche interne de l'exospore, il ne va pas se former chez *B. spicant* de couche analogue aux exospores moyennes d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis*. L'exospore va peu à peu atteindre son épaisseur définitive grâce à des apports de substances qui se déposent sur la surface externe de la couche déjà en place.

Environnement. Le tapis conserve son organisation et sa cohésion jusqu'à la fin de la formation de l'exospore. les loges tétradiques restent parfaitement définies durant toute cette période de la sporogenèse. Du fait de l'accroissement du volume des tétrades, les cloisons cytoplasmiques qui séparent les loges s'étirent et s'amincissent. Les expansions du cytoplasme du tapis s'insinuent entre les tétraspores de chaque tétrade et pénètrent profondément à l'intérieur des cavités tétradiques : lors des derniers stades de la formation de l'exospore, leurs extrémités effilées dépassent la mi-hauteur des spores. Le tapis dessine ainsi dans chaque loge tétradique quatre alvéoles hémisphériques occupés par la partie distale des tétraspores.

Les nappes constituées par les matériaux initialement inclus dans les vésicules de la plaque cellulaire sont visibles et apparemment peu modifiées jusqu'à la fin de l'élaboration de l'exospore. Elles s'appuient aux extrémités des expansions du tapis, de telle sorte que chaque spore semble isolée dans une logette particulière, délimitée du côté distal par le tapis et, vers le centre de la tétrade, par ces nappes très fines.

La trame fibrillo-granulaire qui occupe les cavités tétradiques devient de plus en plus lâche au cours des premières phases de la formation de la couche externe de l'exospore. Par la suite, l'espace qui environne les tétraspores présente, suivant les préparations, des aspects très divers : il paraît tantôt optiquement vide, tantôt plus ou moins rempli d'éléments granulaires ou fibrillaires... La frange dense visible contre la surface des tétraspores après fixation aldéhydique reste en place, puis s'appauvrit, et se résout en éléments épars à la surface de l'exospore en fin de formation.

Forme. Au fur et à mesure de son épaississement l'exospore devient plus rigide : les replis provoqués par la rétraction du vacuome tétrasporal sont progressivement moins nombreux et plus amples. Les spores en voie de maturation conservent à peu de choses près, sur les coupes, leur forme naturelle.

L'apport de substance sur le pli proximal entraîne la formation d'un bourrelet proéminent qui s'étend d'un bout à l'autre de la face proximale. Aux tout derniers stades de la genèse de l'exospore, le bourrelet est lui-même surmonté par une arête étroite ; celle-ci est haute d'un micron dans la région du pôle proximal ; elle s'atténue et disparaît vers les extrémités du bourrelet.

Paroi. Bien que l'édification de la couche externe de l'exospore se déroule certainement de manière continue, je décomposerai ce processus en trois phases successives : cette subdivision se justifie dans la mesure où elle correspond à trois étapes caractéristiques de la formation de ce type d'exospore.

a) Formation de la partie profonde de la couche externe de l'exospore : la "strate fissurée".

Les premiers matériaux entrant dans la constitution de cette couche se déposent sur la couche interne de l'exospore dans la région de la base du pli proximal, à la fois sur la paroi du pli elle-même et sur la face proximale. Ils forment de petits mamelons très écrasés, épars à la surface de la couche interne (Pl.32, fig.5) ; la substance qui les compose présente une opacité électronique supérieure à celle de la couche interne.

Les petits mamelons se développent en hauteur tandis que leur base s'élargit très peu ; ils deviennent hémisphériques, puis prennent la forme de courts cylindres au sommet arrondi, dressés sur la couche sous-jacente (Pl.32, fig.6).

Simultanément, de nouveaux mamelons s'organisent entre les précédents, recouvrant bientôt toute la surface de la couche interne aux alentours de la base du pli. En outre, le phénomène s'étend à partir de cette zone le long du pli proximal (Pl.32, fig. 7) et sur les flancs des tétraspores, suivant un mécanisme qui ne varie pas : on voit apparaître de plus en plus loin de petits mamelons isolés, qui augmentent de volume tandis que de nouveaux mamelons s'organisent entre eux et comblent les espaces vides.

Sur les deux côtés du pli proximal, ces sortes de verrues recouvrent approximativement les trois-quarts de la hauteur du pli

dans la région du pôle proximal ; il ne s'en forme aucune sur la partie supérieure du pli, et les mamelons les plus proches du sommet ont un développement lent et limité. Vers les deux extrémités latérales du pli, ces formations se rapprochent progressivement du sommet du pli qui est lui-même de plus en plus court.

De leur côté, les flancs des tétraspores sont peu à peu recouverts. Les figures 7 et 8 de la Planche 32 représentent l'une une section de pli proximal et l'autre une section de zone équatoriale de deux tétraspores fixées exactement au même stade : alors que la base du pli est complètement recouverte et que les verrues remontent déjà haut le long du pli, il n'y a, au niveau de l'équateur, que quelques mamelons très petits et éloignés les uns des autres. Le phénomène atteint en dernier lieu la face distale : quand celle-ci est à peu près complètement recouverte par une couche dont l'épaisseur n'excède pas 1000 Å, cette couche est environ trois fois plus épaisse dans les régions proches de la base du pli (Pl.33, fig.1).

Les tétraspores approchent à ce moment du terme de la première période de la formation de l'exospore externe. Sauf accident local, la couche interne est maintenant recouverte, sur les différentes faces des tétraspores, par une épaisseur variable mais continue de substance. Cette nouvelle couche est particulièrement épaisse à proximité de la base du pli proximal ; elle va encore s'épaissir quelque peu sur la face distale, mais elle restera toujours relativement fine dans cette zone.

Le sommet du pli proximal est la seule partie de la couche interne qui ne soit pas recouverte. La couche néoformée s'amincit dans la région moyenne du pli et s'interrompt à une distance variable du sommet. Cette interruption se situe tantôt au même niveau des deux côtés du pli, tantôt -plus rarement- à des hauteurs différentes, ce qui provoque l'apparition d'une assymétrie plus ou moins accusée.

Bien que continue, la couche néoformée conserve néanmoins des traces de son mode de formation particulier. Elle est en fait constituée d'éléments distincts juxtaposés, et si ces éléments finissent par former un ensemble cohérent, ils semblent n'avoir fusionné que

de façon incomplète. Les lignes de contact entre éléments voisins sont souvent jalonnées de petits grains sombres plus ou moins serrés, parfois groupés en amas plus importants, en particulier près de la surface de la couche interne (Pl.33, fig.4,5, par exemple). Ces grains sont très probablement constitués de granules et de fibrilles provenant de la frange périphérique, emprisonnés entre les éléments de la couche au cours de la formation de celle-ci. Après imprégnation par le nitrate d'argent, les lignes de contact entre éléments ressortent en clair sur le reste de la couche fortement imprégné (Pl.33, fig.1 et Pl.34, fig.1,2) ; le dépôt d'argent est nul ou très faible au niveau des lignes de contacts comme il l'est sur les fibrilles et granules isolés de la frange (l'absence d'affinité de ces granules et fibrilles pour l'argent ne peut pas être vérifiée sur les clichés proposés, mais les grandissements plus élevés la mettent parfaitement en évidence).

Le mode de formation particulier de cette partie de l'exospore a donc entraîné l'établissement d'un système de canalicules et de très fines fissures occupé par un matériel distinct de celui qui constitue la paroi proprement-dite. J'ai donné à cette région de l'exospore externe le nom de "strate fissurée".

b) Deuxième étape de la formation de la couche externe de l'exospore.

La surface externe de la strate fissurée présente un contour très irrégulier : elle est formée en effet par la juxtaposition des sommets arrondis d'éléments distincts qui se sont développés en quelque sorte indépendamment les uns des autres.

Mais, à un moment donné, les modalités du processus d'épaississement se modifient. Pour autant que l'on puisse en juger d'après les coupes ultra-fines, la nature de la substance qui se dépose ne change pas ; cependant, cette substance cesse de s'accumuler d'une manière discontinue sur des éléments indépendants pour se déposer uniformément sur l'édifice préétabli. Cela a pour résultat d'atténuer progressivement les inégalités superficielles de la paroi en formation (Pl.33, fig.2).

L'apport de substance se poursuivant de façon régulière, la couche externe atteint peu à peu une épaisseur de 0,7 à 0,8 µ sur la face proximale des spores et de 0,5 à 0,7 µ sur leur face distale. Sa surface externe est devenue presque parfaitement lisse (Pl.33, fig.4).

On peut remarquer que l'aspect de la strate fissurée et du matériel qui la recouvre est assez variable d'une spore à l'autre, en fonction de l'abondance plus ou moins grande des substances qui occupent et soulignent les fissures de cette strate (comparer par exemple les fig. 2 et 4 de la Pl.33). En règle générale, les premiers dépôts continus qui ont recouvert la strate fissurée ont emprisonné contre la surface de cette dernière une certaine quantité de granules et de fibrilles analogues à ceux qui jalonnent les fissures. De ce fait, le contour de la limite externe de la strate fissurée est plus ou moins nettement défini par un pointillé de grains sombres (Pl.33, fig.4,5 et Pl.34, fig.3).

La couche qui s'est formée au-dessus de cette zone présente un aspect plus homogène et plus compact. Elle renferme néanmoins des lignes sombres raccordées au système de fissures sous-jacent et orientées perpendiculairement à la surface de la paroi. Ces lignes sombres sont constituées par des fibrilles groupées en plus ou moins grand nombre. Ces sortes de cordons fibrillaires sont enrobés dans la paroi au cours de l'épaississement de cette dernière (Pl.33, fig.3) : la couche externe de l'exospore se trouve donc, pour ainsi dire spontanément, creusée de fins canaux transversaux en relation avec les fissures de sa strate profonde.

Dans la région aperturale, l'accumulation de substance sur la strate fissurée qui recouvre la plus grande partie du pli proximal entraîne la formation d'un bourrelet massif au sommet arrondi. Mais alors que la couche externe de l'exospore est déjà très épaisse, aucun dépôt ne s'est encore produit sur la partie supérieure du pli. Le sommet nu du pli proximal forme donc, à ce moment, une mince lame dressée au-dessus du bourrelet en formation (Pl.33, fig.4).

c) Dernière étape de la formation de la couche externe de l'exospore.

Le dépôt se poursuit avec la même régularité, mais la substance qui s'accumule sur le matériel de la couche externe déjà en place se dépose aussi, maintenant, sur la surface du sommet du pli proximal (Pl.33, fig.5 et Pl.34, fig.1,2, trois stades successifs de ce dépôt). Pendant toute cette période, l'apport de substance se produit d'une façon uniforme sur la totalité de la surface sporale. Lorsqu'il se termine, le sommet du pli est recouvert par une couche régulière, épaisse de 0,2 à 0,4 µ, tandis que l'exospore s'est épaissie d'autant dans toutes ses parties (Pl.34, fig.3).

Ce dépôt représente la dernière phase de l'édification de l'exospore. Le bourrelet apertural est maintenant surmonté par une "arête sus-aperturale" constituée par le sommet du pli proximal enrobé dans une faible épaisseur de substance appartenant à la couche externe de l'exospore. Cette arête sus-aperturale est large de 0,4 à 0,7 µ. Elle a une hauteur de l'ordre de 1 µ dans la région du pôle proximal ; elle s'atténue et disparaît à quelque distance des extrémités du bourrelet, du fait de la diminution de la hauteur du pli proximal.

Suivant les spores, tantôt la couche externe de l'exospore présente un contraste uniforme, tantôt elle paraît divisée en strates parallèles aux contrastes légèrement différents ; la disposition des strates claires ou sombres est elle-même très variable.

Les canaux que l'on a vus se former autour des cordons fibrillaires dans la région moyenne de la couche externe ne parviennent pas tous à la surface de l'exospore. Beaucoup se sont interrompus plus ou moins tôt, et leurs extrémités ont été recouvertes au cours des dernières phases de la formation de la couche externe de la paroi. Seuls, les plus larges d'entre eux, situés pour la plupart de part et d'autre de la base du bourrelet, atteignent la surface externe de l'exospore. Le diamètre définitif de ces canaux est très faible, et leur orifice superficiel est en général très étroit.

Au cours de la fin de la sporogenèse, l'épaisseur de l'exospore diminue légèrement. D'autre part, les nuances de contraste présentées par cette paroi -quand elle en présente- semblent se répartir d'une manière un peu plus uniforme. Le plus souvent, dans les spores presque ou tout à fait mûres, la couche interne et la plus grande partie de la couche externe de l'exospore paraissent relativement claires ; la région moyenne de la paroi renferme une zone plus sombre qui tantôt englobe la strate fissurée, tantôt se situe légèrement au-dessus de cette strate (comparer les fig.1 de la Pl.37 et les fig.1,2,3 de la Pl.39, représentant des spores préparées de façon identique).

E - Formation de la périspore.

Le début de l'édification de la périspore est postérieur à la formation de l'exospore : quand celle-ci a atteint son complet développement, sa surface externe est nue, en ce sens qu'elle ne porte aucun élément présentant une structure précise. Les jeunes spores sont environnées de matériaux divers, granules et fibrilles plus ou moins régulièrement répartis auxquels se mêlent des lambeaux de tapis. Ce dernier devient en effet très fragile : les parois des loges tétradiques se disloquent, et si les spores conservent leur disposition initiale par tétrades, les traces de la division de la cavité sporangiale en compartiments disparaissent rapidement.

Les premiers éléments structurés apparaissant à la surface de l'exospore quelque temps après la fin de sa genèse sont des sortes de petites plaques plus ou moins étroitement appliquées contre la paroi. Ces plaques montrent une partie centrale claire bordée par deux fines lignes sombres parallèles. Elles sont épaisses d'environ 30 Å ; leur longueur -quelques centaines d'Angstroems pour les plus "jeunes" qui ont été observées (Pl.35, fig.1,2)- augmente peu à peu. Simultanément, une couche de fibrilles ou de lamelles disposées plus ou moins parallèlement à la surface exosporale vient, semble-t-il, s'accumuler autour des spores (Pl.35, fig.2) ; ce dernier matériel n'a été observé que dans des sporanges fixés directement par l'acide

osmique : il est possible qu'il ne soit pas, ou très peu, visible après fixation aldéhydique (à l'inverse de la "frange" entourant les tétraspores jeunes...).

L'existence de ces divers matériaux, du moins sous cet aspect, est éphémère. Leur emplacement est bientôt occupé par des éléments de plus grande taille qui, bien que ce fait n'ait pu être formellement démontré, proviennent très probablement de la transformation sur place des plaques, fibrilles et lamelles.

Ces éléments, auxquels j'ai donné le nom d'"écailles", sont destinés à former le soubassement de la périspore. Ils ont la forme de plaques ou de disques dont la plus grande dimension ne dépasse généralement pas 3000 Å et dont l'épaisseur est de l'ordre de 100 Å (Pl.35, fig.3,5). Leur structure est comparable, aux proportions près, à celle des petites plaques décrites plus haut : chacun d'eux est délimité par deux lignes sombres séparées par un intervalle clair représentant près des deux tiers de l'épaisseur totale. Les deux lignes superficielles s'affinent et se rejoignent sur les bords des plaques.

Ces écailles couvrent toute la surface de l'exospore. Plus ou moins abondantes suivant les points et disposées sans ordre net, elles sont généralement imbriquées en double ou triple épaisseur, à la manière, très approximativement, des ardoises d'une toiture. Cette disposition est souvent particulièrement nette au niveau de l'arête sus-aperturale (Pl.36, fig.1).

L'exospore n'est pas, dans la cavité sporangiale, le seul support sur lequel s'organisent les écailles. Des éléments identiques se forment sur la surface de globules provenant du tapis en voie de destruction (Pl.35, fig.6). Dans le tapis même, on trouve parfois des sortes de "bouquets" d'écailles sans rapport apparent ni avec les exospores, ni avec des globules (Pl.35, fig.5) ; mais ces dernières formations sont rares.

Dans les sporanges un peu plus âgés, les écailles sont recouvertes par une couche continue formée d'une substance caractérisée par une texture plus ou moins nettement granuleuse et une forte opacité électronique. Cette substance s'insinue également entre les écailles et comble les interstices de l'édifice préétabli (Pl.36, fig.1).

Au moment même où la substance sombre se dépose sur les écailles, les spores paraissent soudain environnées par un ensemble complexe de feuillets, inexistants, ou du moins non observés, aux stades antérieurs. Ces feuillets dessinent sur les sections une sorte de filet aux mailles irrégulières, souvent interrompues ; seul le feuillet superficiel limitant cet ensemble est presque continu.

Dans cet enchevêtrement quelque peu confus, on peut observer, à ce stade, des anneaux isolés dont le diamètre est de l'ordre de 400 Å (Pl.36, fig.1,3). Chacun de ces anneaux présente le même aspect et la même épaisseur que la couche de substance qui s'est déposée sur les écailles : il est certain que les anneaux et cette couche continue ont la même nature et se sont formés simultanément. A l'extérieur comme à l'intérieur des anneaux, dans la lumière centrale large de 200 - 250 Å, on aperçoit une frange plus ou moins dense de granules très fins, identique à celle qui borde la couche plaquée sur les écailles. Ces anneaux correspondent aux sections transversales de tubes, dont on trouve çà et là des sections longitudinales.

Apparemment, les feuillets sont formés par des éléments analogues aux tubes isolés, disposés sur une seule épaisseur et plus ou moins intimement soudés entre eux. Les feuillets présentent fréquemment une lumière centrale continue bordée par deux lignes sombres légèrement sinueuses : ces lignes semblent constituées par l'assemblage bord à bord de "moitiés de tubes" sectionnés longitudinalement. C'est le cas, en particulier, du feuillet superficiel formé de tubes (le terme ést évidemment impropre ici) disposés vraisemblablement de façon assez régulière (Pl.36, fig.2). Dans les feuillets profonds, l'orientation des tubes dans le plan du feuillet est probablement plus désordonnée.

L'origine des éléments tubulaires isolés ou groupés en feuillets n'est pas élucidée. On peut seulement constater que, dès ce stade, la charpente entière de la périspore est en place, alors que, peu avant, aucun indice -recherché pourtant avec soin- ne laissait présager l'établissement de cet édifice.

Plusieurs possibilités peuvent être envisagées : ou bien la substance sombre constituant chaque élément tubulaire se dispose en manchon autour d'un cylindre préformé de nature différente, ou bien ce

"manchon" s'édifie pour ainsi dire sur lui-même.

Dans la première hypothèse, les cylindres se seraient formés et combinés entre eux soit durant la mise en place des écailles sans que cela apparaisse sur les sections, soit postérieurement au cours d'une phase non observée. Il paraît surprenant, malgré l'absence de contraste de la substance qui constituerait les cylindres, que rien n'ait pu être décelé sur les coupes si ces cylindres s'organisent en même temps que les écailles ; et si cela était, l'ensemble des éléments cylindriques représenterait une certaine épaisseur, ce qui empêcherait certainement les lambeaux du tapis, par exemple, de venir s'appliquer contre les spores (Pl.35, fig.5 ; de telles images sont assez courantes, sans qu'il soit nécessaire que les sporanges aient subi de très fortes contraintes). L'éventualité d'une phase intermédiaire relativement longue entre la fin de la formation des écailles et le stade décrit ici ne peut être écartée ; mais selon toute vraisemblance, le laps de temps séparant les deux stades observés est court, et paraît correspondre au délai nécessaire au dépôt de la substance sombre.

La seconde hypothèse me semble plus vraisemblable : le manchon de substance sombre serait "vide", comme le laisse supposer l'existence de granules plus ou moins abondants dispersés dans la lumière centrale des tubes. Les tubes isolés et les feuillets apparaîtraient donc seulement au moment de la mise en place de la substance qui les constitue. Mais alors que le dépôt de la même substance sur les écailles préformées ne pose pas, en lui-même, de problème particulier, rien ne permet encore d'expliquer comment et pourquoi cette substance se dispose en tubes isolés ou groupés en feuillets.

Il est possible, mais ceci reste à mettre en évidence, que l'armature des tubes soit constituée de tubules ou de filaments extrêmement fins, disposés comme les génératrices d'un cylindre ou en spire allongée. Cette organisation serait à rapprocher de celle des "fibrilles" tubulaires décrites par Rowley (1966) dans l'exine de *Nuphar luteum*. Sans résoudre pour autant l'ensemble du problème posé par la genèse de la périspore de *B. spicant*, la démonstration de l'existence de cette armature expliquerait du moins la mise en place des manchons de substance sombre...

L'étude des dernières étapes de la formation de la périspore présente moins de difficultés. La substance sombre paraît se condenser quelque peu ; ses limites deviennent plus précises ; les granules disséminés initialement dans la lumière centrale des tubes et des feuillets s'agglutinent vraisemblablement au manchon dense, de telle sorte que la région centrale des uns et des autres devient optiquement vide.

Une substance de nature différente recouvre toutes les surfaces libres de la périspore (les fig.1 et 2 de la Pl.37 représentent des périspores fixées au début de cette phase). Ce nouveau dépôt atteint une épaisseur uniforme de 300 - 400 Å, tant autour des éléments tubulaires et sur les diverses faces des feuillets que sur la couche sombre qui recouvre les écailles. De ce fait, les tubes et les feuillets ont, à maturité, une épaisseur totale de 1000 à 1200 Å (Pl.37, fig.3,4).

F - La pseudo-endospore.

Au moment où les premiers éléments structurés de la périspore s'organisent, les régions proches de la base de la fente aperturale sont toujours occupées par l'amas sous-apertural qui s'est formé à cet endroit vers la fin de la mise en place du pli proximal. En dehors de cette zone, le plasmalemme sporal et la couche interne de l'exospore sont séparés par un espace très étroit dans lequel on observe quelques granules épars (Pl.35, fig.4).

Aucune modification notable ne se produit à ce niveau au cours de la maturation sporale. La quantité de granules emprisonnés entre le plasmalemme et l'exospore semble augmenter quelque peu par endroits mais il ne se forme jamais de couche continue (Pl.37, fig.1).

Il n'y a donc, dans les spores mûres de *B. spicant*, ni une endospore vraie, ni même une pseudo-endospore comparable à celle des spores d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis*.

STRUCTURE DES PAROIS DE LA SPORE MURE DE *BLECHNUM SPICANT*.

Comme dans le cas des spores d'*Os. regalis*, les parois sporales mûres de *B. spicant* ont été étudiées sur des spores préparées de diverses façons. Les spores récoltées après maturation complète dans les sporanges ont été soit fixées de façon classique, soit acétolysées. Des spores fixées au cours de leur germination permettent d'observer l'aspect de l'exospore et de la périspore "âgées" ainsi que l'endospore néoformée. Un cliché de spore réalisé au moyen du microscope électronique à balayage confirme quelques-unes des données fournies par le microscope électronique à transmission.

A - L'exospore.

Les caractères structuraux de cette paroi varient très peu à partir du moment où elle est complètement formée, en dehors de son épaisseur qui diminue légèrement.

L'exospore hors de la zone aperturale.

L'exospore de *B. spicant* se divise en deux couches principales, toutes deux continues sur la surface entière des spores.

a) L'exospore interne. Elle correspond à la "couche interne" qui s'est organisée en premier autour des jeunes tétraspores.

Cette couche présente en général un contraste faible sur les sections ultra-fines. Elle est parfaitement homogène et compacte sur toute son épaisseur, et montre une texture très finement grenue. Sa surface interne est lisse ; sa limite externe est plus ou moins évidente suivant les spores. Il existe généralement une faible différence de teinte entre l'exospore interne et la strate fissurée qui la recouvre ; mais c'est souvent l'hétérogénéité de la strate fissurée qui permet de reconnaître le plus sûrement leur limite commune. Cette limite est en effet jalonnée par des granules sombres -ou, au contraire, par de petites plages claires- inclus dans la partie profonde de la strate fissurée (voir plus loin, "L'exospore externe").

L'épaisseur de l'exospore interne est de 300 - 400 Å sur la face proximale ; elle diminue, de façon très régulière et presque insensible, vers la face distale des spores ; elle est, en général, inférieure à 200 Å au pôle distal. Comme l'ensemble de la paroi, cette couche semble s'être légèrement amincie au cours de la maturation sporale.

b) - L'exospore externe.

Cette couche constitue à elle seule plus de 95% de l'épaisseur de l'exospore. Elle présente un contraste faible, plus ou moins nuancé suivant les spores. La disposition des zones claires et plus sombres varie quelque peu d'une spore à l'autre dans un même lot, quelle que soit la fixation subie par ces spores.

Après fixation aldéhydique, la partie profonde de l'exospore externe (strate fissurée) est piquetée de points irréguliers et de petites stries très sombres. Ces particules sombres dessinent plus ou moins nettement le contour des éléments de la strate fissurée ; les plus grosses d'entre elles se trouvent, en général, au niveau de la base de ces éléments, contre la surface de l'exospore interne. L'exospore externe présente souvent un contraste particulièrement faible à la périphérie de ces particules.

Ces points et stries sombres constituent en quelque sorte des corps étrangers inclus dans l'exospore (j'ai indiqué comment ils ont été emprisonnés dans la paroi au cours des premières phases de la formation de l'exospore externe). Dans certains cas, ils n'apparaissent pas sur les coupes : ils peuvent avoir disparu, totalement ou en partie, ou bien la fixation (fixation osmique simple, par exemple) n'assure pas leur conservation ou leur donne un contraste très faible. Dans ce cas, leur emplacement est marqué par de petites plages claires qui sont autant de minuscules cavités.

Ces cavités forment un réseau compliqué à trois dimensions. La trame essentielle de ce réseau, constituée de canalicules de 50 à 100 Å de diamètre, court à la surface de l'exospore interne sur laquelle elle dessine des mailles polygonales correspondant au pourtour des éléments de la strate fissurée. Des canalicules et de très

fines fissures s'en détachent, remontent entre ces éléments et forment au-dessus d'eux une sorte de dédale très ténu. Partant de ce système de cavités, un certain nombre de canaux se dirige directement vers la surface externe de l'exospore. Chez *B. spicant*, la plupart de ces canaux s'interrompent plus ou moins haut ; la quasi-totalité de ceux qui atteignent la surface se trouvent de part et d'autre de la base du bourrelet apertural.

La région profonde de l'exospore externe renferme donc un réseau de cavités, très fin mais extrêmement dense et complexe. Ces cavités sont remplies de fibrilles et de granules ; elles sont mises en relation avec le milieu extérieur par les canaux de la région péri-aperturale.

L'épaisseur de la zone où se développe le réseau de cavités est de 0,3 à 0,4 µ sur la face proximale ; elle est à peu près réduite de moitié sur la face distale des spores. L'épaisseur totale de l'exospore externe mûre est de 1 à 1,3 µ sur la face proximale, un peu plus faible au niveau de la face distale.

Dans les publications antérieures concernant les parois sporales de *B. spicant* (1965, 1966, 1969), j'ai employé les termes "couche 1", "couches 2a et 2b" de l'exospore. La couche 1 équivaut évidemment à l'exospore interne, la couche 2 à l'exospore externe. Comme je l'ai indiqué en 1965, les sous-couches 2a et 2b correspondent à des zones de l'exospore externe présentant des propriétés (indices de réfraction, affinités pour les métaux des "colorants"...) quelque peu différentes, mais non à des couches distinctes au point de vue structural.

Le bourrelet apertural.

Ce bourrelet est très développé chez *B. spicant* : sa hauteur, mesurée à partir de la base de la fente aperturale, équivaut à près de trois fois l'épaisseur de l'exospore sur la plus grande partie de sa longueur. Il est surmonté par l'arête sus-aperturale haute d'environ 1 µ dans la région du pôle proximal ; cette arête s'atténue progressivement puis disparaît près des extrémités de l'aperture.

L'exospore interne forme un repli parfaitement continu, le pli proximal, qui délimite une fente aperturale très étroite, légèrement

évasée à sa base. La surface interne de cette couche est lisse sur toute la longueur du pli. Son épaisseur à la base du pli varie entre 300 et 500 Å : elle est à ce niveau à peine plus forte qu'elle l'est sur la face proximale des spores. Elle diminue progressivement vers la partie supérieure du pli, où elle dépasse rarement 150 - 200 Å. Au sommet même du pli proximal, l'exospore interne est très fine au-dessus de l'extrémité supérieure, souvent quelque peu élargie, de la fente aperturale.

La base de cette fente est occupée par l'amas sous-apertural. Celui-ci est constitué essentiellement par les nodules formés, vraisemblablement, par une matière identique à celle de l'exospore interne ; il renferme en outre quelques fragments de membrane analogue au plasmalemme et des vésicules écrasées dont la paroi présente la même structure. Les interstices de cet amas ainsi que la partie étroite de la fente aperturale sont comblés par des granules.

L'exospore externe constitue l'essentiel du volume du bourrelet. La strate fissurée, très développée autour de la partie basale du pli proximal, s'amincit puis s'interrompt plus ou moins haut dans le tiers supérieur du pli. Sauf à proximité des deux extrémités de l'aperture où cette strate atteint le sommet du pli, celui-ci est seulement recouvert par la partie superficielle, homogène et compacte, de l'exospore externe. A ce niveau la limite entre les deux couches est jalonnée par une ligne de granules, prolongement simplifié et en quelque sorte "miniaturisé" du système de cavités de l'exospore.

Dans l'arête sus-aperturale , l'épaisseur de l'exospore externe est de 0,2 à 0,3 µ sur les côtes et au-dessus du sommet du pli proximal.

Comme je l'ai déjà indiqué, les canaux reliant le réseau de cavités de la zone profonde de l'exospore externe à la surface extérieure de la paroi sont groupés, à de rares exception près chez *B. spicant*, de part et d'autre du bourrelet. Leurs orifices sont échelonnés plus ou moins régulièrement le long de la ligne de jonction des flancs du bourrelet et de la face proximale. Ils s'enfoncent obliquement vers le réseau profond auquel ils se raccordent dans la

région proche de la base du pli proximal. Ces canaux sont relativement espacés et très fins ; de ce fait, ils ne sont visibles que sur un nombre restreint de coupes et, bien qu'ils soient à peu près droits, il est très rare qu'une coupe montre toute la longueur de l'un d'eux.

Comme chez *Os. regalis* bien que dans de moindres proportions, les coupes transversales du bourrelet apertural de *B. spicant* peuvent présenter une certaine dissymétrie. Celle-ci est surtout sensible dans la région supérieure du bourrelet et au niveau de l'arête sus-aperturale. Cette dissymétrie s'établit au cours de phases relativement précoces de la morphogenèse sporale : elle provient d'une conformation plus ou moins contournée du pli proximal et -ou seulement- du développement différent de la strate fissurée de part et d'autre du pli : les dépôts ultérieurs se modèlent sur cette infrastructure sans en modifier la disposition.

L'exospore acétolysée.

Les deux couches de l'exospore résistent à l'acétolyse ; toutefois, la région superficielle de l'exospore externe est rapidement détériorée si l'on prolonge tant soit peu le traitement (bain-marie porté à complète ébullition par exemple). Comme dans toutes les spores de Filicinées, le bourrelet apertural tend à s'ouvrir par l'intérieur (Pl.38, fig.2) et à se partager en deux.

Les coupes d'exospores acétolysées présentent un contraste très faible. Le traitement par le permanganate de potassium renforce ce contraste, mais d'une façon uniforme : aucune nuance ne permet de distinguer l'une de l'autre les deux couches de la paroi -d'où l'impossibilité pour Pettitt (voir Ch.I) de reconnaître leur existence.

Toutefois, l'acétolyse détruit le contenu des cavités de l'exospore externe et augmente les dimensions de ces cavités : de ce fait, l'exospore interne, parfaitement continue, tranche nettement sur la zone profonde de l'exospore externe parcourue de fissures (Pl.38, fig.3).

Les nodules constituant l'essentiel de l'amas sous-apertural

sont légèrement corrodés, mais ils n'ont pas été détruits par l'acétolyse. Cela confirme l'hypothèse selon laquelle ces nodules sont constitués par la même substance que l'exospore interne, comme leurs réactions aux fixateurs et aux colorants permettent de le penser.

Dans l'exospore externe, le réseau de cavités de la strate fissurée et les canaux qui relient ce réseau à la surface de la paroi sont mis en évidence d'une manière excellente par l'acétolyse.

La surface externe de l'exospore est couverte d'une couche irrégulière de substance dont la texture grenue est plus grossière que celle de l'exospore (Pl.38, fig.2,3,6). Cette substance appartient certainement à la périspore (voir plus loin).

B - La périspore.

La périspore de *B. spicant* est volumineuse : elle forme des plis amples dont la hauteur peut dépasser 4 µ. Mais elle est fragile, car elle est constituée de feuillets très fins qui se déchirent ou s'arrachent fréquemment. En outre, elle présente une certaine complexité, en raison même du nombre et de l'agencement de ses feuillets, mais aussi du fait de la diversité structurale de ces derniers.

Le feuillet qui recouvre directement l'exospore présente des caractères particuliers : je l'ai appelé "périspore interne" pour le distinguer des divers feuillets plus superficiels. Ceux-ci forment un ensemble relativement homogène, auquel j'ai attribué le nom de "périspore externe".

Quand les spores sont parfaitement mûres, on trouve dans la partie profonde de la périspore externe une certaine quantité de tubes isolés mêlés à des éléments plus complexes. Chacun de ces tubes est constitué de deux manchons concentriques de nature différente. Le manchon extérieur a une texture finement grenue. Le manchon intérieur paraît avoir une texture plus grossière et moins compacte ; il délimite une lumière centrale claire dont le diamètre et la forme peuvent varier (Pl.37, fig.3,4).

La surface externe du manchon intérieur est plus ou moins sinueuse ; le manchon externe est moulé sur ces petites irrégularités.

Il semble cependant que les deux manchons adhèrent faiblement l'un à l'autre : ils sont souvent séparés par un étroit et irrégulier espace clair. Le séjour prolongé en milieu humide paraît accentuer ce phénomène tout en provoquant une sorte de contraction du manchon interne : sur les sections de spores germées (Pl.39, fig.1,2), le diamètre de ce manchon est plus faible, la lumière centrale est réduite ou obturée ; les deux manchons sont séparés l'un de l'autre par une ligne claire presque continue et plus large que dans le cas des périspores fixées sans hydratation préalable.

L'acétolyse provoque un phénomène différent (Pl.38, fig.4,5, 6). La lumière centrale des tubes est plus grande ; le manchon intérieur (très clair après acétolyse seule, plus sombre quand l'acétolyse est suivie d'un passage dans le permanganate de potassium), dont l'épaisseur a sensiblement diminué, est plaqué contre le manchon extérieur. Ces clichés indiquent en outre que le manchon extérieur est aussi insensible à l'acétolyse qu'il l'est à l'hydratation.

Ces observations confirment, semble-t-il, l'hypothèse selon laquelle la lumière centrale des tubes est vide (voir Formation de la périspore). Elles laissent supposer en outre que la substance du manchon extérieur des tubes constitue le matériel stable et rigide de la périspore. La figure 3 de la Planche 39 vient étayer cette thèse ; elle représente une spore qui a normalement germé, mais qui a été probablement extraite du sporange avant la fin de la maturation sporale : la formation du manchon extérieur n'a pas pu se réaliser complètement, et les éléments de la périspore, non indurés, se sont affaissés sur l'exospore en une masse informe. Ce phénomène sera commenté ultérieurement.

Les feuillets de la périspore externe sont très vraisemblablement formés par l'assemblage d'un certain nombre d'éléments comparables à ces tubes. Sur les sections ultra-fines, les feuillets présentent, à peu de choses près, un aspect et une structure analogues à ceux que montrent les sections longitudinales des tubes isolés. Il est du reste parfois difficile de distinguer ces dernières sections des coupes transversales de feuillets.

Les feuillets et les tubes simples ont une épaisseur identique

de 1000 à 1200 Å. Le feuillet superficiel forme une couche relativement régulière ; il présente des solutions de continuité dont la largeur dépasse rarement quelques milliers d'Angstroems. Les feuillets sous-jacents ont une organisation plus désordonnée et discontinue. Les plus profonds d'entre eux sont très morcelés et paraissent souvent se résoudre en un entrelacs de tubes isolés.

Cet édifice délimite un grand nombre de cavités dont les plus importantes sont situées sous le feuillet superficiel. Les cavités communiquent entre elles par les nombreuses discontinuités des feuillets ; elles communiquent également avec le milieu extérieur par les orifices de petite taille du feuillet superficiel.

Les feuillets sont partiellement revêtus d'un placage peu adhérent de lamelles stratifiées (Pl.39, fig.1). Ces lamelles sont plus ou moins abondantes d'une spore à l'autre ; elles sont détruites par l'acétolyse.

Contrairement aux feuillets de la périspore externe, le feuillet auquel a été attribué le nom de "périspore interne", ne présente, normalement, aucune interruption. Sa partie profonde est constituée par les "écailles" qui se sont formées contre la surface de l'exospore. Ces écailles sont longues de 2000 à 3000 Å en moyenne et épaisses d'environ 100 Å. Elles sont imbriquées sur plusieurs rangs, mais disposées sans ordre apparent, sauf, en général, autour du sommet du bourrelet et de l'arête sus-aperturale.

En section transversale, les écailles paraissent formées de deux portions de pellicule unies par leurs bords et délimitant un espace clair très étroit. La nature de cet espace clair pose un problème identique à celui de la lumière centrale des éléments tubulaires de la périspore externe. L'ensemble des observations réalisées donne à penser que les écailles sont "vides", comme la lumière centrale des tubes.

La surface de la couche d'écailles est très irrégulière et hérissée d'écailles plus ou moins redressées. Elle est recouverte d'une couche continue de substance qui, en se déposant, a également comblé les interstices existant entre les écailles. Cette substance

est identique à celle qui forme les manchons intérieurs des éléments tubulaires des feuillets périphériques. Elle est elle-même recouverte par une couche de même nature et de même épaisseur que celle qui constitue le manchon extérieur des tubes. La périspore interne est donc composée d'une couche plus ou moins épaisse d'écailles sur laquelle est directement plaquée une "demi-épaisseur" de feuillet de la périspore externe (sans espace clair intermédiaire correspondant à la lumière médiane des feuillets) (Pl.37, fig.4 et Pl.39, fig.1,2).

Les écailles superficielles plus ou moins redressées sont recouvertes sur chacune de leurs faces par une de ces "demi-épaisseurs" de feuillet. Ces "demi-épaisseurs" se prolongent au-delà de l'extrémité des écailles et forment des sortes de diverticules présentant une organisation analogue à celle des éléments des feuillets de la périspore externe. D'autres diverticules, montrant une structure analogue mais semblant n'avoir aucun rapport direct avec l'extrémité de quelque écaille, se dressent çà et là au-dessus de la périspore interne (Pl.37, fig.4). Tous ces diverticules se rattachent aux feuillets ou aux tubes de la périspore externe : par leur intermédiaire, les deux parties de la périspore sont rendues solidaires l'une de l'autre.

Les couches continues qui recouvrent les écailles réagissent à l'acétolyse de la même manière que leurs homologues des tubes et des feuillets périphériques. Mais ce traitement entraîne la disparition de la structure des écailles, sans que, apparemment, leur substance soit détruite : à l'emplacement de la couche d'écailles, les spores acétolysées montrent un matériel astructuré (Pl.38, fig.4) qui, après passage dans le permanganate de potassium, présente une texture grossièrement grenue (Pl.38, fig.6). Les écailles paraissent donc correspondre imparfaitement à la définition de la périspore proposée au début de cet exposé : ces éléments résistent à l'acétolyse, mais avec perte, ou du moins oblitération, de leur structure fondamentale...

Tant qu'aucune action mécanique n'intervient, les différentes parties de la périspore sont unies entre elles. La périspore interne est étroitement moulée sur l'exospore : les deux parois forment de

ce fait un ensemble cohérent.

Mais les manipulations de laboratoire -comme, vraisemblablement, les petits chocs subis par les spores dans la nature- provoquent des dislocations plus ou moins importantes de cet ensemble. Celles-ci se produisent, séparément ou simultanément, à deux niveaux différents : entre la périspore externe et la périspore interne, ou entre cette dernière et l'exospore.

Dans le premier cas, la séparation des deux parties de la périspore est due à la rupture des diverticules qui les lient l'une à l'autre, ou à une dissociation intervenant entre ces diverticules et les feuillets profonds de la périspore externe.

Dans le second cas, il n'y a pas à proprement parler séparation de la périspore interne et de l'exospore, mais clivage au sein même de la couche d'écailles dont une partie reste solidaire de l'exospore (Pl.39, fig.1,2). Ce clivage se produit en général au niveau de l'espace médian clair des écailles : cela semble indiquer que les écailles sont effectivement "vides", ou que la substance transparente qui forme leur région centrale est très fragile.

Les écailles qui sont en contact avec l'exospore adhèrent donc fortement à cette paroi. Ce fait explique la présence, sur la surface des exospores acétolysées, d'une couche de substance identique à celle qui résulte de la transformation de la couche d'écailles de la périspore interne au cours de l'acétolyse (Pl.38, fig.2,3,6).

Les clichés de la surface de spores entières obtenus au moyen du microscope électronique à balayage n'apportent guère de renseignements complémentaires. Les perforations du feuillet superficiel de la périspore ne sont pas ou très peu visibles.

La photographie d'une spore dont la périspore a été déchirée est plus instructive (Pl.38, fig.1). La rugosité apparente de l'exospore est due aux écailles agglutinées à sa surface. La face profonde de la périspore interne montre les écailles vues "par en-dessous". L'architecture générale de la périspore est très nette ;

on peut apercevoir les discontinuités irrégulières des feuillets qui font communiquer entre elles les cavités de la paroi.

C. La pseudo-endospore et l'endospore.

Dans les spores mûres, l'espace séparant le plasmalemme sporal de l'exospore est très étroit ; il renferme des granules épars ou groupés çà et là en amas épais tout au plus de quelques centaines d'Angstroems. L'amas sous-apertural, qui n'a pas subi de modifications notables, est toujours en contact avec le plasmalemme.

Les spores de *B. spicant* ne possèdent donc, à maturité, ni endospore vraie, ni même une pseudo-endospore se présentant sous la forme d'une couche continue ayant une certaine épaisseur.

Les phénomènes qui se produisent dans les spores au cours des toutes premières phases de la germination sporale sont encore insuffisamment connus. Cependant, l'étude de spores dont l'aperture est sur le point de s'ouvrir ou déjà ouverte permet de constater que deux parois nouvelles se sont formées entre l'exospore et le cytoplasme sporal (Pl.39).

Dans les spores fixées avant la déhiscence de l'aperture, la plus superficielle de ces deux parois est étroitement plaquée contre l'exospore et contre la face profonde de l'amas sous-apertural. Elle s'est développée seulement au niveau de la face proximale des spores : elle est épaisse de 1000 - 3000 Å dans la région aperturale, mais, au-delà de cette zone, elle s'amenuise plus ou moins brusquement et sa trace se perd vers l'équateur des spores.

La seconde paroi enveloppe complètement le cytoplasme sporal ; elle est épaisse de 1000 à 1500 Å sur les diverses faces des spores (Pl.39, fig.1). Elle présente les réactions de la cellulose (elle est l'homologue de la paroi dont la formation a été observée par Gantt et Arnott chez *Matteuccia struthiopteris*).

Lorsque l'aperture s'ouvre, (Pl.39, fig.2,3) la paroi superficielle reste généralement plaquée contre l'exospore. Mais la partie de cette paroi qui se trouvait en-dessous de l'amas sous-apertural (lequel se partage en deux sans subir d'autres modifications) s'étire

en doigt de gant autour du jeune gamétophyte débordant hors de la spore : elle forme une sorte de gaine, en général très ténue et peu étendue vers l'extérieur, qui isole plus ou moins parfaitement le filament germinatif des lèvres du bourrelet apertural (très fine sur la figure 3 de la Pl.39, cette gaine n'est pas visible sur la figure 2 de la même planche).

La paroi interne cellulosique s'épaissit quelque peu ; elle est en continuité avec les parois qui s'organisent autour des jeunes cellules du gamétophyte.

La paroi superficielle est l'équivalent de la pseudo-endospore d'*Os. regalis* : elle joue un rôle identique au moment de la germination sporale. Chez *B. spicant*, la pseudo-endospore s'organise donc seulement au moment où se déclenche le processus de la germination des spores ; d'autre part, elle ne forme pas une couche d'épaisseur régulière tout autour du contenu sporal, mais elle se limite à une calotte proximale présentant un développement maximum dans la zone aperturale.

La paroi cellulosique est évidemment l'endospore proprement-dite ; comme celle d'*Os. regalis*, elle s'édifie seulement au cours de la germination sporale.

STRUCTURE DES PAROIS SPORALES CHEZ DES ESPECES APPARTENANT A DIVERSES FAMILLES DE FILICINEES LEPTOSPORANGIEES

Ces descriptions concernent essentiellement des spores non acétolysées. Il n'est fait qu'un nombre très restreint de commentaires portant sur du matériel acétolysé.

Le terme "blechnoïde" est utilisé pour qualifier les exospores structurées comme celle de *B. spicant* : exospore formée seulement de deux couches, la couche externe constituant l'essentiel de l'épaisseur de la paroi et comportant dans sa partie profonde une "strate fissurée". Ce terme concerne strictement la structure fondamentale de l'exospore et non ses caractères morphologiques : ainsi, les exospores des deux Schizaeacées décrites ci-dessous sont dites l'une et l'autre "blechnoïdes", bien que leur épaisseur et leur morphologie soient très différentes.

La périspore des différentes espèces est décrite avec un soin particulier : en dehors du fait que cette paroi présente des caractères très variés, l'étude de sa structure fine a l'avantage d'apporter une réponse à un certain nombre de problèmes insolubles au moyen des techniques d'observation photonique.

A - Schizaeacées.

1 - *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. (Pl.40).

Jardins Botaniques Royaux de Kew, 1969.

Cette très belle spore trilète est ornée de fortes côtes parallèles, surmontées à intervalles réguliers d'expansions dressées, plus ou moins développées, au sommet arrondi ou légèrement renflé. Le bourrelet apertural est proéminent ; il porte sur ses flancs et sur son sommet des protubérances de taille variable.

L'exospore est blechnoïde. L'exospore interne est épaisse de 500 - 700 Å à la base de l'aperture (Pl.40, fig.2), de 250 - 400 Å au sommet du pli proximal (Pl.40, fig.3) ; ce dernier est tout-à-fait comparable à celui de *B. spicant*.

L'exospore externe représente la quasi-totalité de la paroi ; elle constitue l'ornementation de la spore (Pl.40, fig.1). Son épaisseur est de l'ordre de 2 µ entre les côtes, mais elle peut dépasser 8 µ au niveau des expansions dressées sur ces côtes. L'aspect des sections du bourrelet apertural très développé (jusqu'à 10 µ de haut) est très changeant en fonction de la disposition des protubérances réparties sur son sommet et sur ses flancs.

La strate fissurée de l'exospore externe est plus ou moins nettement délimitée suivant les spores. Il n'existe, selon toute apparence, aucun lien entre la répartition des mamelons de la strate fissurée et la disposition du relief superficiel. L'exospore externe est traversée par des canaux très fins, assez abondants sur les diverses faces des spores, mais particulièrement nombreux dans le bourrelet : on en trouve jusqu'au niveau de la région supérieure du pli proximal, ce qui est peu courant.

Une périspore continue est plaquée contre l'exospore (elle s'en détache rarement). L'épaisseur de cette paroi est de l'ordre de 800 Å au-dessus des parties proéminentes de l'exospore ; elle est plus forte (2000 - 4000 Å) entre les côtes.

La partie profonde de la périspore renferme une fine couche discontinue de lamelles (à rapprocher des écailles de la périspore de *B. spicant* ?) (Pl.40, fig.3,4). Cette couche est parfois au contact de l'exospore, mais elle en est le plus souvent séparée par une faible épaisseur (100 - 300 Å) de granules. Le reste de la paroi présente une texture granulaire, plus ou moins obscurément fibrillaire. Suivant les spores, les granules sont tantôt répartis de manière à peu près uniforme (Pl.40, fig.4), tantôt irrégulièrement agglomérés en amas plus denses dans les régions profondes ou moyennes de la paroi (Pl.40, fig.3).

Une couche peu épaisse et discontinue de granules sépare incomplètement le cytoplasme sporal de l'exospore.

Lygodium japonicum Sw. (Pl.41).

Jardins Botaniques Royaux de Kew, 1969.

Cette spore trilète présente des dénivellations superficielles de faible amplitude ; son bourrelet apertural est bien marqué.

L'exospore est blechnoïde. L'exospore interne a une épaisseur de 500 - 700 Å à la base du pli proximal (Pl.41, fig.1).

L'exospore externe est épaisse, en moyenne, de 2 µ sur la face distale, de 2,5 à 3 µ sur la face proximale. Elle ne forme aucune ornementation ; elle présente seulement de très légères dentelures sur les flancs et le sommet du bourrelet (Pl.41, fig.1,3).

La périspore -qui adhère fortement à l'exospore- est constituée de plusieurs parties distinctes. Par endroits, en particulier sur le bourrelet apertural, on observe contre l'exospore quelques éléments allongés délimités par une pellicule sombre (Pl.41, fig.4) ; ces éléments sont certainement analogues aux écailles de *B. spicant*. Sur ces éléments ou directement au-dessus de l'exospore, trois couches sont superposées et continues autour des spores :

- une couche compacte présentant une texture granuleuse fine en

profondeur, plus grossière vers l'extérieur ; cette couche est épaisse de 0,2 à 0,3 µ ;
- une couche apparemment de même nature, mais dont la substance est répartie en travées distinctes parallèles, épaisses de 500 à 1000 Å, serrées les unes contre les autres ; ces travées sont disposées perpendiculairement à la surface interne de la périspore, (Pl.41, fig.3), et vraisemblablement allongées parallèlement à l'axe des rayons du bourrelet, du moins dans la région aperturale (Pl.41, fig.1) (cette organisation n'est visible que lorsque les sections sont perpendiculaires aux travées : elle n'apparaît pas sur les fig.2 et 4 de la Pl.41) ; cette couche a une épaisseur moyenne de 0,4 µ ;
- une couche compacte, finement granuleuse, présentant un contraste plus faible que les deux autres couches, en particulier sur les sections non colorées (Pl.41, fig.2) ; son épaisseur varie de 0,3 à 1,4 µ.

Cette dernière couche, dont la surface externe est plus ou moins effrangée, supporte parfois un ensemble discontinu de lamelles (Pl.41, fig.1,3,4).

L'exospore et le cytoplasme sporal ne sont séparés que par une couche de granules généralement très fine (Pl.41, fig.2).

Chez *L. japonicum*, les dénivellations du relief superficiel des spores sont dues uniquement à des variations d'épaisseur de couche externe de la périspore, alors que l'exospore sous-jacente est lisse. La conformation des parois sporales de cette espèce est donc très différente de celle des parois d'*A. phyllitidis*. Il n'empêche que -et c'est là le fait essentiel- les caractères structuraux fondamentaux des exospores des deux espèces sont absolument identiques.

Aucune de ces deux spores de Schizaeacées (') n'appartient à

(') - L'exospore des spores (monolètes ou trilètes) de cette famille serait compacte et homogène ou plus ou moins hétérogène et alvéolée suivant les espèces (Erdtman 1957, Tardieu-Blot 1966). Il est admis que ces spores sont dépourvues de périspore (Emberger 1960), mais Tardieu-Blot fait ressortir le caractère incertain de cette assertion dans son étude sur les Schizaeacées malgaches.

l'une des espèces dont l'exospore a été décrite comme étant hétérogène ou creusée d'alvéoles. L'étude de la spore de *L. japonicum* permet néanmoins de proposer une explication à ce phénomène.

Comme cela s'est produit dans le cas de cette espèce (Erdtman 1957), l'"exospore" des Schizaeacées observée au moyen du microscope photonique représente en réalité l'exospore plus la périspore (la cohésion entre les deux parois est très forte dans cette famille).

Bien qu'Erdtman ne l'ait pas vu (et n'ait pas pu le voir en raison des dimensions et de la disposition de ses éléments) la "sclerine" de *L. japonicum* comporte une zone "hétérogène", située au niveau de la région moyenne de la périspore.

Il est très vraisemblable que toutes les hétérogénéités ou alvéolisations décelées dans les parois sporales des Schizaeacées se localisent de la même manière dans la périspore (à des niveaux variables suivant les espèces), et non dans l'exospore blechnoïde, compacte et homogène.

B - Gleichéniacées.

2 - *Gleichenia bankrostii* Kze. (Pl.42 et 43).

Herbier du Laboratoire de Botanique de Toulouse ; échantillon récolté à la Martinique en 1870.

Spores trilètes, sans ornementation, avec un bourrelet aperturai moyennement proéminent.

L'exospore présente une structure très particulière (Pl.42, fig.1). Elle possède une exospore moyenne alvéolée qui s'est développée uniquement sur la face proximale et s'interrompt dans la région équatoriale des spores.

L'exospore interne est épaisse de 200 à 350 Å au sommet du pli proximal, et de 700 à 900 Å à sa base (Pl.42, fig.2 et Pl.43, fig.1). Son épaisseur est relativement importante (500 - 700 Å) sur la face proximale et dans la zone équatoriale des spores (Pl.42, fig.1,3), mais elle se réduit à 250 - 300 Å sur leur face distale (Pl.42, fig.4).

Cette couche est simple dans la partie supérieure du pli

proximal et sur la face distale. Par contre, depuis la région moyenne du pli jusqu'au delà de l'équateur des spores, elle a certainement une structure complexe : on observe çà et là des feuillets disjoints de l'exospore interne sur de courtes distances (Pl.42, fig.3) ou des alignements de granules disposés à proximité de la surface externe de cette couche (Pl.42, fig.2).

L'exospore moyenne comprend un petit nombre de feuillets qui sont en général peu visibles dans ces spores mûres ; dans les cas les plus favorables, ils sont jalonnés par un pointillé de granules sombres (Pl.42, fig.1,2,3) ou, plus rarement, ils présentent un contraste identique à celui de l'exospore interne, légèrement plus faible que celui de la substance environnante (Pl.43, fig.1).

L'exospore moyenne a une épaisseur variable (1500 - 3000 Å) près de la base du pli proximal. Elle s'interrompt au niveau de la région moyenne du pli où ses feuillets viennent se raccorder à l'exospore interne (sauf à proximité des extrémités des rayons aperturaux où le feuillet superficiel atteint le sommet du pli).

Sur la face proximale, l'épaisseur de cette couche est de 1000 à 2000 Å. Au voisinage de l'équateur, ses feuillets s'écartent de l'exospore interne, et se redressent plus ou moins vers l'extérieur avant de s'interrompre (Pl.42, fig.1,3).

Les alvéoles résiduels de l'exospore moyenne sont en général de petite taille et comblés par une substance très contrastée. Ils sont, pour la plupart, situés contre la face profonde des feuillets, et non, comme chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*, à égale distance des feuillets se faisant vis à vis.

L'exospore externe recouvre, suivant les points, soit l'exospore moyenne, soit, directement, l'exospore interne. Son épaisseur change d'une région à l'autre des spores : elle est de 0,6 - 0,7 µ sur la face proximale, de l'ordre de 1,7 µ à l'équateur, au-delà de l'extrémité de l'exospore moyenne ; elle se réduit plus loin à 0,8 - 0,9 µ pour atteindre 1,4 µ dans la région distale des spores (l'exospore de *G. bankrostii* présente un épaississement très marqué au niveau de l'équateur, et une partie distale renforcée).

Là où l'exospore moyenne est absente, l'exospore externe est

parfaitement massive et homogène jusqu'au contact de l'exospore interne (Pl.42, fig.4) : il n'y a pas de strate fissurée dans la partie profonde de cette couche.

Le système de cavités de cette exospore est donc réduit aux alvéoles de l'exospore moyenne groupés sur la face proximale des spores. Quelques canaux de faible diamètre s'en détachent au niveau de la base du pli proximal. Mais la mise en relation de ce système de cavités avec l'extérieur est essentiellement réalisée grâce à des canaux de diamètre plus fort rassemblés dans la région équatoriale des spores (Pl.42, fig.1,3) ; ces canaux quittent l'exospore moyenne en se glissant entre les extrémités des feuillets de cette couche.

La périspore semble adhérer assez fortement à l'exospore : elle se rompt et se détache par petites plaques, mais je n'ai presque jamais trouvé de spores ayant perdu complètement leur périspore.

Au niveau des régions dénudées de l'exospore, on observe parfois contre cette paroi ou à son voisinage une nappe mal définie épaisse de 60 - 80 Å (Pl.42, fig.2). Le plus souvent, cette nappe est plaquée contre la périspore et se confond avec la limite interne de cette dernière.

La périspore proprement-dite est constituée par une couche continue, d'épaisseur constante (1200 - 1500 Å suivant les spores) sur toutes les faces des spores. Cette paroi présente des surfaces lisses, un contraste élevé et une texture finement grenue. Elle renferme dans sa partie profonde, à 300 Å de sa surface interne, une zone large d'environ 150 Å piquetée de points clairs correspondant probablement à de très petites cavités (Pl.42, fig.5) ; il ne semble pas, toutefois, que cette région de la paroi représente une zone de moindre résistance : je n'ai jamais observé de clivage net de la périspore à ce niveau.

Gleichenia oceanica Kuhn. (Pl.43).

Coll. A.F. Braithwaite ; Iles Salomon Anglaises. (spores prélevées par les soins de M. le Directeur des J.B.R. de Kew).

Spores monolètes, allongées, sans ornementation.

L'exospore a une structure très voisine de celle de l'exospore de *G. bankrostii* (Pl.43, fig.2,4,5).

Toutefois, l'exospore moyenne monte, généralement, un peu plus haut de part et d'autre du pli proximal qu'elle ne le fait dans les spores de l'espèce précédente. Un certain nombre de coupes d'apertures laissent même supposer que le sommet du pli proximal est recouvert par un feuillet de l'exospore moyenne intimement soudé à l'exospore interne...

L'épaisseur totale de l'exospore est relativement faible (0,8-1 µ sur la face proximale, 0,6 - 0,7 µ sur la face distale) ; l'épaississement équatorial est très peu marqué, de telle sorte que l'exospore externe est particulièrement fine (de l'ordre de 0,3 µ au niveau des terminaisons redressées des feuillets de l'exospore moyenne.

La périspore comprend une nappe très fine qui reste fréquemment moulée sur l'exospore (Pl.43, fig.5), et une couche présentant un contraste élevé et une texture grenue. Cette couche est large de 800 - 1000 Å (Pl. 43, fig.2,3), apparemment homogène et massive sur toute son épaisseur sauf, peut-être, au voisinage de sa surface profonde.

Cette périspore se déchire et se détache facilement de l'exospore.

L'espace séparant le cytoplasme sporal de l'exospore interne est étroit et occupé par des granules irrégulièrement répartis.

Bien que l'une soit trilète et l'autre monolète, les deux spores de Gleichéniacées que j'ai pu étudier jusqu'ici ont donc des exospores présentant, à peu de choses près, une structure identique.

On trouve dans les deux espèces, sur la face proximale des exospores, une infrastructure feuilletée rappelant, en moins complexe, celle des Filicinées eusporangiées (Marattiales en particulier) et des Osmundales ; mais cette infrastructure se réduit subitement dans la région équatoriale des parois, non par raccordement des feuillets

superficiels au feuillet interne, mais par interruption pure et simple de ces feuillets. Cette organisation est à la fois très curieuse et très originale : elle n'a été observée dans aucune des autres spores étudiées.

L'étude de ces deux exemples ne permet pas de préjuger de la structure exosporale de toutes les spores des Gleichéniacées. Mais il est dès maintenent évident que les spores de cette famille présentent un intérêt particulier. L'examen d'un plus grand nombre de spores mûres et, surtout, l'étude de la morphogenèse de quelques-unes d'entre elles sont très souhaitables.

C - Dicksoniacées (Pl.44).

J'ai étudié les spores de trois espèces appartenant à cette famille : *Dicksonia sellowiana* Hook., *D. antarctica* (?), *Cibotium glaucum* Hook. et Arn. Toutes trois proviennent des Jardins Botaniques Royaux de Kew (1969).

Ces spores sont toutes tétraédriques. Leur surface externe présente de larges ondulations, plus ou moins étendues et proéminentes d'une espèce à l'autre. Leur bourrelet apertural est très peu marqué ; il est surmonté par une arête étroite dont la hauteur, et la longueur sur chaque bras apertural, varient, également, suivant l'espèce considérée.

Les exospores des trois espèces sont blechnoïdes (Pl.44, fig.1, 4). L'exospore interne est épaisse de 600 à 900 Å à la base du pli proximal, de 300 à 500 Å au niveau de la face distale.

Les dénivellations du relief superficiel des spores proviennent essentiellement des variations d'épaisseur de l'exospore externe (entre 0,8 µ et 5 µ).

La surface de l'exospore de *D. antarctica* présente par endroits, sur la face distale, de petites dépressions circulaires, larges de 1000 à 1500 Å et profondes de quelques centaines d'Angstroems (Pl.44, fig.3), comblées par la périspore. Je ne puis ni proposer une interprétation de ces accidents superficiels de l'exospore (sans rapports avec l'orifice des canaux en relation avec la strate fissurée), ni

affirmer que ces dépressions existent dans toutes les spores de cette espèce.

L'exospore externe est particulièrement développée sur la face proximale des spores des trois espèces, de telle sorte que le bourrelet apertural se confond presque complètement avec la paroi environnante. Dans la région du pôle proximal, chaque rayon apertural est surmonté par une arête sus-aperturale formée par le sommet du pli proximal recouvert par une faible épaisseur (1000 - 2000 Å) d'exospore externe ; la base de cette arête est généralement bordée sur ses deux côtés, par une légère dépression de la paroi (Pl.44, fig.1). A une certaine distance du pôle proximal, le pli proximal perdant de sa hauteur, l'arête sus-aperturale s'atténue et disparaît (Pl.44, fig.4).

L'exospore externe est traversée par de nombreux canaux joignant la strate fissurée à la surface. Ces canaux sont plus abondants et souvent particulièrement larges dans la zone aperturale.

Toutes ces spores sont pourvues d'une périspore plaquée contre l'exospore. Chez *D. sellowiana* (Pl.44, fig.2) et *C. glaucum*, (Pl.44, fig.4,5), cette paroi présente un aspect grumeleux ; elle est plus ou moins hétérogène, parfois poreuse. Sa surface externe est irrégulièrement moutonnée ; elle est épaisse de 0,2 à 0,3 µ chez *D. sellowiana*, de près de 0,5 µ chez *C. glaucum*.

La périspore de *D. antarctica* (Pl.44, fig.3) forme une couche finement granuleuse, épaisse de 100 à 400 Å ; sa surface externe est lisse ou très peu accidentée. Les spores de cette espèce n'étaient pas, semble-t-il, parfaitement mûres au moment où les sporanges ont été récoltés : leur périspore n'a peut-être pas atteint son complet développement.

Chez les trois espèces, le cytoplasme sporal est séparé de l'exospore par une couche discontinue de granules dont l'épaisseur maximum est de 400 Å.

D - Cyatheacées (Pl.45).

Les spores de deux espèces ont été étudiées :

-*Cyathea medullaris* Sw. (Nouvelle Zélande, 1968) ;

-C. *cooperi* Muell. (Jardins Botaniques Royaux de Kew, 1969).

Ces spores sont trilètes ; elles sont couvertes de verrues arrondies - écrasées, très atténuées chez C. *cooperi*.

L'exospore blechnoïde (Pl.45, fig.1,3) est épaisse de 1,2 à 1,5 µ hors de la zone aperturale ; elle présente des dénivellations superficielles de faible amplitude. Le bourrelet apertural forme une saillie peu marquée : sa base est très large et ses flancs sont peu inclinés. Le sommet du bourrelet est surmonté sur une partie de sa longueur par une arête sus-aperturale bien développée (plus de 1 µ de haut au voisinage du pôle proximal).

Les deux espèces possèdent une périspore épaisse adhérant fortement à l'exospore. Cette paroi est, dans les deux cas, formée de plusieurs couches superposées, continues, étroitement soudées entre elles. On peut distinguer deux couches principales : une périspore interne pluristrate, une périspore externe homogène.

Chez C. *medullaris* (Pl.45, fig.2), la périspore interne comprend trois strates : une fine strate profonde (150 - 400 Å) caractérisée par la présence de granules sombres fixés sur une substance d'aspect grumeleux ; une strate grumeleuse dépourvue de granules (0,4 - 0,6 µ); une strate massive, finement grenue, dont l'épaisseur varie suivant les points de 0,15 à 1 µ. La périspore externe est formée d'une substance peu perméable aux électrons ; elle est massive, finement grenue ; son épaisseur varie dans de larges proportions (entre 0,2 et 2 µ).

La périspore de C. *cooperi* (Pl.45, fig.4) présente une organisation analogue, mais les diverses couches de la paroi ont des épaisseurs différentes. La partie profonde de la périspore interne, grumeleuse et chargée de granules, est épaisse de 100 Å à 0,2 µ

suivant les points ; la strate grumeleuse sans granules a une épaisseur assez régulière de l'ordre de 0,1 µ, tandis que l'épaisseur de la strate superficielle de la périspore interne oscille entre 0,1 et 0,4 µ. La périspore externe a une épaisseur variant entre 0,15 et 0,7 µ.

Les dénivellations du relief superficiel des spores des deux espèces proviennent donc des variations de l'épaisseur de la périspore (de sa couche externe en particulier), et non d'une ornementation exosporale.

Ces spores sont dépourvues de pseudo-endospore.

E - Dennstaedtiacées (Pl.46).

Dennstaedtia bipinnata (?).

Jardins Botaniques Royaux de Kew, 1969.

Les spores de cette espèce sont trilètes ; elles portent des sortes de verrues écrasées et des crêtes sinueuses peu saillantes. Le bourrelet apertural est proéminent.

L'exospore est blechnoïde (Pl.46, fig.1). Son épaisseur, régulière, est de 0,7 - 0,8 µ hors de la zone aperturale. Sa surface externe présente de petites dénivellations de l'ordre de quelques centaines d'Angstroems (Pl.46, fig.2). Le bourrelet apertural est surmonté d'une arête sus-aperturale bien développée dans la région du pôle proximal.

L'exospore interne (500 à 600 Å à la base du pli proximal) est souvent peu distincte, de même que la strate fissurée de l'exospore externe. De part et d'autre du bourrelet, l'exospore externe est traversée par des canaux dont le diamètre atteint fréquemment 400 - 500 Å. Les canaux sont rares hors de la zone aperturale.

La périspore adhère fortement à l'exospore. Elle est constituée d'une seule couche de substance, compacte et présentant un aspect granuleux uniforme sur toute son épaisseur. Elle renferme des globules de taille variable, formés vraisemblablement de substances proches de celles qui constituent l'exospore ; ces globules sont

irrégulièrement répartis sur les diverses faces des spores.

La périspore a une épaisseur qui varie entre 150 Å et 2 µ ; elle est souvent particulièrement fine au niveau de l'arête sus-aperturale. Elle dessine des mamelons hémisphériques ou allongés, plus ou moins développés et irrégulièrement répartis, qui forment l'ornementation observable au moyen du microscope photonique.

La cellule sporale est incomplètement isolée de l'exospore par une couche de granules très fine et discontinue.

F - Ptéridacées.

Les spores des espèces indigènes des Ptéridacées sont toutes des spores trilètes, mais elles montrent des caractères morphologiques très divers (Lugardon 1963). L'étude des parois de ces spores et celle de leur morphogenèse présentent donc un intérêt certain ; je décrirai quelques stades de la formation des parois sporales chez *Pteris longifolia* (spore à exospore épaisse très ornementée) et chez *Adiantum capillus-veneris* (spore à exospore lisse).

Pteris longifolia L. Pl.47).

Les spores et les sporanges de cette espèce ont été prélevés sur des plantes originaires de la région de Nice (Alpes Maritimes) et cultivées en serre à Toulouse.

- *La spore mûre.* Cette belle spore est ornée de côtes et de verrues massives disposées d'une façon très caractéristique. Les trois rayons de l'aperture sont bordés par des proéminences allongées, parfois discontinues, qui s'interrompent à quelque distance des extrémités latérales de l'aperture. Ces proéminences montrent une striation transversale décelable au moyen du microscope photonique ; j'ai indiqué en 1963 que cette striation se localise non pas en surface, mais au sein même de l'exospore, à un niveau non déterminé.

L'exospore a une structure blechnoïde (Pl.47, fig.1). L'exospore interne est épaisse de 600 à 700 Å à la base du pli proximal. L'exospore externe présente de très fortes variations d'épaisseur (entre 1,5 et 7 µ) ; cette couche constitue l'ornementation des spores.

Le bourrelet apertural porte deux protubérances latérales plus ou moins développées, entre lesquelles se dresse l'arête sus-aperturale. Cette dernière a une hauteur et une largeur variables suivant les points ; sa surface est entaillée de petites rides (Pl.47, fig.2), plus denses et plus profondes, en général, que celles qui marquent le reste de la surface de l'exospore. Le sommet du pli proximal est parfois légèrement incliné d'un côté : il s'enfonce alors obliquement dans la partie superficielle de l'une des protubérances latérales.

La strate fissurée, moyennement développée et plus ou moins nette suivant les spores, est reliée à l'extérieur de l'exospore par des canaux groupés pour la plupart dans la zone aperturale. Ces canaux partent de la région profonde du bourrelet apertural et traversent plus ou moins obliquement l'exospore externe ; dans la majorité des cas, ils débouchent à la surface de la paroi au-dessous des protubérances allongées portées par le bourrelet. Sauf dans leur partie profonde, ces canaux sont souvent exceptionnellement larges : leur diamètre oscille entre 500 et 700 Å, et atteint parfois 900 à 1000 Å.

La striation observée au moyen du microscope photonique dans la région aperturale des spores de *P. longifolia* est due sans aucun doute à la présence de ces canaux particulièrement larges.

La périspore est étroitement moulée sur l'exospore (Pl.47, fig.2). Elle comprend d'une part une fine strate profonde (100-250 Å) granuleuse, très sombre, d'autre part une couche superficielle moins fortement contrastée. Cette dernière couche est épaisse de 700 à 1100 Å sur les diverses faces des spores ; elle constitue des amas plus importants (épais de 0,3 à 0,8 µ) à la base des protubérances latérales du bourrelet apertural, dans la zone où se situent les orifices des canaux de l'exospore externe. Elle présente une texture granuleuse plus ou moins grossière ; sa surface est finement moutonnée. Elle englobe quelques globules de taille variable irrégulièrement répartis.

Des éléments lamellaires plus ou moins chargés de granules adhèrent par endroits à la périspore.

Il n'y a pas de paroi d'épaisseur notable entre l'exospore et le cytoplasme sporal.

- *Stades de la morphogenèse sporale* (Pl.47, fig.3 à 5). La première de ces figures représente une section de la base du pli proximal d'une tétraspore fixée au moment où ce pli vient d'acquérir sa forme définitive. On trouve parfois dans cette région, comme chez *B. spicant*, une étroite bande superficielle séparée du reste de l'exospore interne par une fine ligne claire.

La tétraspore présentée sur la figure 4, quant à elle, a été fixée au cours du dépôt de la couche continue qui recouvre la strate fissurée ; les irrégularités de la surface de cette strate sont déjà en partie atténuées. Le sommet du pli proximal (tronqué sur la figure) est nu.

Sur la figure 5, l'exospore, complètement formée, porte des granules sombres qui vont constituer la strate profonde de la périspore. Au stade suivant (non figuré), cette strate est elle-même recouverte par une couche plus ou moins épaisse de granules peu contrastés : ces granules se condenseront progressivement pour former la couche externe de la périspore.

Adiantum capillus-veneris L. (Pl.47).

Les spores mûres et les sporanges immatures ont été récoltés dans une station spontanée du Fauga (Haute-Garonne).

- *La spore mûre*. L'exospore blechnoïde est lisse ; son épaisseur est de 0,9 à 1,2 µ hors de la zone aperturale.

Le bourrelet apertural est moyennement proéminent et surmonté par une arête sus-aperturale sur une partie de sa longueur.

La périspore (Pl.47, fig.6) est épaisse de 0,3 - 0,4 µ. Sa surface externe est irrégulièrement moutonnée. Elle est formée d'une épaisse couche de substance grenue (parfois obscurément grumeleuse), recouverte par un liseré superficiel de nature vraisemblablement différente. La couche profonde renferme quelques globules clairs de taille variable, plus ou moins abondants suivant les spores.

- *Stades de la morphogenèse sporale* (Pl.47, fig.7,8). L'une des figures représente une tétraspore fixée au moment où s'achève la formation

de la strate fissurée. La seconde montre un bourrelet apertural en formation, surmonté par le sommet encore nu, à ce stade, du pli proximal.

D'après les quelques stades de formation de l'exospore présentés ici, il est évident que cette paroi a, chez *P. longifolia* comme chez *A. capillus-veneris*, le même mode de formation que l'exospore de *B. spicant*.

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.. (Pl.48).

Les spores proviennent d'une station spontanée de Toulouse.

L'exospore blechnoïde est particulièrement fine : son épaisseur moyenne est de l'ordre de 0,4 µ. Le bourrelet apertural (Pl.48, fig.1) ne dépasse pas 1,5 µ de haut. L'exospore interne est épaisse d'environ 400 Å à base du pli proximal.

La périspore (Pl.48, fig.1) forme une couche continue plaquée contre l'exospore, épaisse de 200 Å en moyenne. Il s'y rattache un grand nombre d'expansions dressées, noduleuses, de formes et de dimensions variées. L'ensemble de la paroi présente une texture grenue ou plus ou moins nettement grumeleuse. Après acétolyse et traitement par le permanganate de potassium, les différentes parties de la périspore paraissent bordées superficiellement par une fine membrane continue (Pl.48, fig.2) ; cette membrane n'a pas été observée sur les spores non acétolysées, ou acétolysées mais non traitées par MnO_4K.

Cheilanthes odora Sw. (Pl.48).

Spores récoltées à Banyuls (Pyrénées-Orientales).

L'exospore blechnoïde est lisse (Pl.48, fig.3) ; hors de la zone aperturale, son épaisseur est de 0,9 - 1 µ sur la face proximale, de 0,7 - 0,8 µ sur la face distale. La plupart des canaux traversant l'exospore externe sont groupés à proximité de l'aperture. Le bourrelet apertural est bien marqué et surmonté d'une forte arête sus-aperturale.

La périspore a une épaisseur qui varie localement entre 1 µ et plus de 2 µ. Elle est constituée de deux couches très différentes. La couche profonde, normalement plaquée contre l'exospore, est massive et a une texture plus ou moins grossièrement grenue (Pl.48, fig.4). Cette couche, dont la surface externe est très irrégulière, a une épaisseur moyenne de 0,4 µ ; elle s'affine sans s'interrompre au-dessus du bourrelet apertural ; à ce niveau, elle renferme dans sa partie profonde quelques écailles de grande taille.

La couche externe renferme un grand nombre de petites cavités ; elle est épaisse de 0,5 à 1,5 µ, et est limitée superficiellement par un feuillet présentant de petites discontinuités. Cette partie de la périspore est constituée d'éléments linéaires et de feuillets plus ou moins étendus, anastomosés les uns aux autres. Les composants de cet édifice compliqué présentent suivant les spores des aspects nettement différents. Parfois les éléments étroits et allongés ainsi que les feuillets semblent constitués de grains (200 à 400 Å de diamètre) plus ou moins régulièrement disposés autour d'un axe ou d'un plan médian (Pl.48, fig.4). Dans d'autres cas, les éléments isolés et les feuillets ont une structure beaucoup mieux définie. Ces formations présentent alors une structure absolument identique à celle des tubes et des feuillets de la périspore externe de *B. spicant*, ainsi que le montrent en particulier les sections transversales d'éléments isolés (Pl.48, fig.5).

Cette variabilité de la couche externe de la périspore est vraisemblablement due au fait que cette paroi n'a pas toujours atteint sa complète maturité au moment de la mise en liberté des spores. Les périspores parfaitement mûres sont certainement celles dont la couche externe présente une structure analogue à celle des éléments de la périspore externe de *B. spicant*.

Comme dans les spores mûres des autres Ptéridacées étudiées, on trouve quelques amas peu épais et discontinus de granules entre le cytoplasme sporal et l'exospore de *C. odora*.

G - Davalliacées (Pl.46).

Davallia divaricata (?).

Jardins Botaniques Royaux de Kew, 1969.

Ces spores sont monolètes, ornées de larges protubérances très écrasées.

L'exospore est blechnoïde ; les protubérances de l'ornementation sont constituées par cette paroi (Pl.46, fig.3,4) dont l'épaisseur varie entre 0,8 et 1,6 µ. Le bourrelet apertural est haut de 2,5 à 3 µ ; il a un sommet arrondi et semble dépourvu d'arête susaperturale. Les canaux traversant l'exospore externe sont moyennement abondants et répartis sur les diverses faces des spores.

La périspore (parfaitement mûre dans les spores étudiées?) est très fine (150 - 250 Å) ; elle est souvent recouverte (Pl.46, fig.5) d'une couche plus ou moins dense de matériaux fibrillo-granulaires, large de 1000 - 1500 Å. Cette périspore forme parfois de petits plis plus ou moins redressés dont les deux côtés sont étroitement appliqués l'un contre l'autre.

Ces spores sont dépourvues de pseudo-endospore.

H - Aspidiacées (Pl.49).

Athyrium filix-femina (L.) Roth. : Hontanx (Landes) et Pyrénées centrales ;

Athyrium alpestre Rylands : Cirque de la Glère, Pyr.centrales ;

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. : Hospice de France, Pyr. centrales.

Les spores de ces trois espèces sont monolètes. En microscopie photonique, leurs exospores lisses diffèrent seulement par leurs mensurations ; par contre leurs périspores présentent des caractères spécifiques nets. Chez *A. filix-femina*, cette paroi se confond plus ou moins avec l'exospore ; elle paraît tantôt scabre, tantôt couverte de verrues petites mais bien distinctes (d'où la diversité des descriptions données par les différents auteurs qui ont étudié les spores

de cette espèce). La périspore d'A. *alpestre* forme des crêtes plus ou moins amples, hautes de 2 à 3 µ. Celle de C. *fragilis* porte des épines coniques, plus ou moins développées (2 - 5 µ), parfois multifides, et une crête irrégulière au-dessus de l'aperture.

L'exospore de ces trois espèces est blechnoïde. Elle est lisse; son épaisseur, hors de la zone aperturale, est de 0,5 - 0,6 µ chez les deux *Athyrium*, de 0,7 - 0,8 µ chez C. *fragilis*. Le bourrelet apertural est large, moyennement proéminent, surmonté par une arête sus-aperturale bien marquée. Les canaux qui traversent l'exospore externe sont pour la plupart groupés dans la région aperturale chez A. *filix-femina* et C. *fragilis*, alors qu'ils sont répartis sur les diverses faces des spores chez A. *alpestre* (Pl.49, fig.3).

La périspore d'A. *filix-femina* présente -comme l'étude photonique le laissait prévoir- des aspects différents d'une spore à l'autre. Dans certains cas (Pl.49, fig.1), elle est constituée d'une couche continue peu épaisse (200 - 400 Å), irrégulière et portant des verrues à peu près hémisphériques hautes de 0,2 à 0,4 µ. La couche continue et les verrues sont de même nature ; elles présentent une texture grenue assez grossière ; elles portent généralement sur leur surface externe un très fin liseré de granules sombres. Dans d'autres cas, cet ensemble est recouvert par une seconde couche continue épaisse de 700 à 1000 Å qui épouse le contour des matériaux déjà en place. Une nouvelle ligne de granules sombres, plus fournie que la précédente, sépare cette couche d'une troisième couche qui tend à atténuer les irrégularités de l'édifice sous-jacent (Pl.49, fig.2) : son épaisseur varie entre 0,1 µ (au-dessus des verrues) et 0,2 - 0,3 µ. La seconde et la troisième couche ont une texture très fine. Si la couche interne paraît adhérer fortement à l'exospore, la cohésion unissant entre elles les diverses couches de la périspore semble relativement faible.

Je n'ai décrit que deux des aspects présentés par la périspore d'A. *filix-femina* : en pratique, on trouve chez des spores "mûres" tous les aspects intermédiaires possibles entre ces deux "cas". La même diversité a pu être observée dans des lots de spores d'origines différentes : Landes de Gascogne, culture en pleine terre à Toulouse,

Pyrénées centrales (altitude 1500m). Les différentes parties de cette périspore résistent parfaitement à l'acétolyse.

Ce "polymorphisme" de la périspore d'*A. filix-femina* est certainement en rapport avec un arrêt plus ou moins prématuré de la genèse de cette paroi. La figure 2 de la Planche 49 montre sans aucun doute la périspore "typique", complètement formée, de cette espèce.

La périspore d'*A. alpestre* (Pl.49, fig.3,4) comprend une couche interne relativement fine (0,1 µ) adhérant peu à l'exospore et une couche externe plus épaisse (0,4 - 0,5 µ) qui se raccorde par endroits à la précédente et constitue les crêtes caractéristiques de la périspore de cette espèce.

La partie profonde de la couche interne et la partie médiane de la couche externe sont en continuité aux points de jonction des deux couches ; elles sont formées d'une même substance qui montre une texture finement grenue. Leurs surfaces libres (face externe de la couche interne et les deux faces de la couche externe) portent des granules sombres, parfois suffisamment abondants pour former une ligne continue. Ces granules sont eux-mêmes recouverts par une épaisseur plus ou moins grande d'une substance apparemment assez proche de celle qui constitue l'armature de la paroi.

Cette périspore est fragile : la couche interne se rompt fréquemment ; la couche externe tend à se disloquer au niveau des granules sombres.

La périspore de *C. fragilis* (Pl.49, fig.5) est formée essentiellement d'une couche continue portant de fortes expansions dressées. Cet ensemble est constitué par une substance de texture grenue, peu perméable aux électrons. La couche continue est collée à l'exospore ; elle est épaisse de 0,15 à 0,5 µ. La crête qui se dresse sur le bourrelet apertural est généralement pleine. Par contre, les épines sont creuses ; leurs flancs, qui peuvent atteindre une épaisseur de 0,7 à 0,9 µ, sont parfois perforés, de telle sorte que la cavité des épines -du moins de certaines d'entre elles- est en relation avec avec le milieu externe.

La couche plaquée contre l'exospore, les épines et le pourtour de leurs cavités sont tapissés par une couche peu adhérente, grossièrement grenue, épaisse de 300 - 500 Å.

Aucune des spores d'Aspidiacées étudiées ne présente de pseudo-endospore.

I - Aspléniacées (Pl.50).

Scolopendrium vulgare Smith : Toulouse ;

Asplenium trichomanes L. : Hontanx (Landes).

Ces spores monolètes ont une exospore lisse et une périspore qui forme des crêtes hautes de 3 - 4 µ ; ces crêtes sont peu étendues et prennent parfois l'apparence d'épines chez *S. vulgare* ; elles sont plus allongées et sinueuses chez *A. trichomanes*.

Sur les sections ultra-fines, l'exospore de ces deux espèces présente les mêmes caractères que celle des Aspidiacées ; son épaisseur est de 0,5 - 0,6 µ hors de la zone aperturale.

La périspore de *S. vulgare* adhère assez fortement à l'exospore. Elle possède dans sa partie profonde une couche plurilamellaire (Pl.50, fig.1,2) épaisse de 100 à 250 Å, généralement continue sur tout le pourtour de l'exospore. Ces lamelles sont recouvertes par une couche d'épaisseur variable portant de petites expansions dressées, pleines, et des formations plus développées, creuses, constituant les crêtes (Pl.50, fig.2). Tout cet édifice -à l'exception des lamelles- est constitué par une substance compacte montrant une texture plus ou moins grossièrement grenue. Les flancs des crêtes ont une épaisseur de 0,2 à 0,3 µ ; ils présentent des solutions de continuité mettant les cavités délimitées par les crêtes en relation avec le milieu externe. Quelques crêtes renferment des piliers ou des cloisons internes. Une couche plus ou moins discontinue de lamelles chargées de granules recouvre la surface externe de la périspore et le pourtour des cavités des crêtes.

Chez *A. trichomanes*, il n'y a pas de couche plurilamellaire contre l'exospore; celle-ci est directement recouverte par une couche

continue finement grenue portant des crêtes formées de la même substance (Pl.50, fig.3); la couche continue renferme quelques écailles de grande taille disposées de façon désordonnée (Pl.50, fig.4). Les flancs des crêtes présentent très peu de solutions de continuité ; ils sont reliés à la couche profonde par un grand nombre de cloisons et de piliers. Les surfaces libres de la périspore sont en grande partie recouvertes par une couche relativement épaisse (1000 Å) de très fines lamelles, bordée superficiellement par un liseré granuleux irrégulier (Pl.50, fig.5). Ce matériel est plus ou moins complétement détruit par l'acétolyse: il correspond aux "*électron dense membranes*" décrites par Pettitt chez A. *adiantum-nigrum*.

Chez toutes les espèces d'Aspidiacées et d'Aspleniacées dont la périspore forme des crêtes -ou des épines creuses- (du moins chez toutes celles que j'ai pu étudier : espèces décrites ici et divers *Polystichum, Dryopteris*...), crêtes et épines sont sous-tendues par une couche continue de même nature moulée sur l'exospore. Il est probable que ce type d'organisation se retrouve dans tous les cas où la périspore forme des expansions creuses plus ou moins développées.

J - Polypodiacées (sensu stricto) (Pl.51).

Polypodium serratum Christ : Hontanx, Landes.

Cette espèce a des spores monolètes, couvertes de verrues de forme irrégulière.

L'exospore est blechnoïde. L'exospore interne est épaisse de 500 Å en moyenne à la base du pli proximal. L'exospore externe a une épaisseur qui varie de 1 à plus de 2,5 µ. Elle constitue l'ornementation spécifique de ces spores.

La périspore, qui est normalement plaquée contre l'exospore, est fine (300 - 500 Å). Sa surface interne est lisse ; sa surface externe présente des rugosités plus ou moins denses suivant les points (Pl.51, fig.1). Les spores mûres sont dépourvues de pseudo-endospore.

Morphogenèse de l'exospore.

Une étude encore fragmentaire de la formation de cette paroi a montré que, après l'édification de la strate fissurée, la substance qui s'accumule sur cette dernière se répartit de façon très irrégulière (Pl.51, fig.2). Il en résulte une mise en place relativement précoce des verrues de l'ornementation. La formation de l'exospore s'achève, par contre, par une phase de dépôt très régulier au cours de laquelle les protubérances déjà formées et le sommet du pli proximal sont recouverts par une égale épaisseur de substance.

K - Microspore de *Pilularia globulifera* (Marsiléacées) (Pl.51).

Les microspores de cette espèce ont fait l'objet d'un certain nombre de travaux en microscopie photonique ; la première -et, semble-t-il, la seule- étude réalisée en microscopie électronique sur cette microspore est due à Tralau (1969). Cet auteur donne une bonne description des parois sporales, d'après une coupe de la face distale ; toutefois, il n'a pas reconnu l'existence de l'exospore interne qui est relativement fine dans cette région des spores.

J'ai étudié des microspores prélevées sur un échantillon récolté à Dachstein (Bas-Rhin) en 1957 ; cet échantillon appartient à l'herbier Cl. Leredde.

Ces spores sont trilètes. Hors de la région aperturale, l'exospore a une épaisseur de l'ordre de 2 µ. Elle s'épaissit progressivement au voisinage de l'aperture, de telle sorte que le bourrelet apertural est à la fois très large et peu proéminent (3 à 3,5 µ de haut). Mais ce bourrelet est surmonté sur une partie de sa longueur par une arête sus-aperturale particulièrement haute bien qu'elle soit très étroite (Pl.51, fig.4) : elle atteint 2,5 µ de haut à proximité du pôle proximal. Cette arête s'atténue et disparaît vers les extrémités des rayons aperturaux.

L'exospore comprend deux couches distinctes, comparables aux couches de l'exospore de *B. spicant*.

L'exospore interne a une épaisseur moyenne de 500 Å à la base du pli proximal, et de 150 - 200 Å dans l'arête sus-aperturale où

elle est recouverte par une épaisseur d'exospore externe de l'ordre de 1000 Å. Sur la face distale des spores, l'épaisseur de l'exospore interne, plus ou moins régulière, oscille entre 200 et 400 Å. (Pl.51, fig.5).

Cette couche présente de nombreuses analogies avec l'exospore interne des spores de Filicales. Cependant, sur certaines sections de la base du pli proximal, il semble que sa partie superficielle est localement clivée en plusieurs pellicules séparées par des lignes claires très fines (Pl.51, fig.3) : cette région de l'exospore interne est, peut-être, plus complexe qu'il ne paraît à première vue...

L'exospore externe, qui constitue l'essentiel de l'épaisseur de la paroi, présente une strate fissurée caractérisée par des fissures et canalicules particulièrement larges (la "*zone interne perforée*" décrite par Tralau) (Pl.51, fig.4,5). Les cavités de la strate fissurée sont reliées à la surface de l'exospore par des canaux répartis sur les diverses faces des spores.

Sur la face proximale, la surface de l'exospore dessine de légères ondulations. Dans la région équatoriale et sur la face distale, l'exospore externe porte un ensemble compliqué d'éléments grossièrement cylindriques, sinueux, anastomosés entre eux et avec la périspore (Pl.51, fig.5). Cet ensemble est constitué d'une substance qui, aux grandissements suffisamment élevés, montre une texture analogue à celle de la périspore, texture qui est nettement plus fine que celle de l'ensemble de l'exospore externe. Mais le passage d'une texture à l'autre se fait insensiblement, et on ne peut reconnaître aucune ligne de démarcation entre l'exospore proprement-dite et le soubassement de cet ensemble.

La périspore (sensu stricto) a une configuration "gaufrée" très caractéristique, déjà décrite par de nombreux auteurs. Elle est constituée par un feuillet continu, épais de 1200 - 1500 Å ; la région médiane de ce feuillet est jalonnée de granules sombres (ce caractère est plus net dans la périspore de *Marsilea pubescens* Ten., qui présente la même organisation : les granules inclus dans cette paroi sont plus abondants et plus gros que chez *P. globulifera*).

A l'intérieur de l'exospore, différents matériaux sont intercalés entre cette paroi et la cellule microsporale. Il y a d'une

part un matériel peu contrasté qui ne se trouve que dans la région aperturale. Ce matériel occupe la fente aperturale -légèrement entrouverte dans toutes les microspores étudiées (Pl.51, fig.4)- et forme contre la face interne de l'exospore une couche épaisse de 0,2 - 0,3 µ au voisinage de l'aperture ; cette couche s'affine et s'interrompt à quelques microns de part et d'autre de l'aperture. D'autre part, le cytoplasme est complètement enveloppé dans une couche granulo-fibrillaire très sombre. Cette couche a une épaisseur irrégulière (variant entre 0,3 et 0,6 µ) sur la face proximale ; elle s'amincit sur la face distale où son épaisseur est de l'ordre de 0,1 µ (Pl.51, fig.5). La nature et la valeur exacte de ces différents matériaux n'ont pu être déterminées.

Le fait essentiel qui se dégage de cette brève étude de la microspore de *P. globulifera* est que son exospore présente une structure blechnoïde, très proche de celle de l'exospore de *B. spicant* et de la plupart des Filicales.

Toutefois, cette paroi offre deux particularités notables : l'exospore interne est peut-être -localement- constituée de plusieurs éléments initialement distincts ; d'autre part, il semble que l'exospore externe est unie à la périspore, sur la face distale des spores, par l'intermédiaire d'un ensemble d'expansions dont on ne peut dire à priori si elles appartiennent à l'une ou l'autre des deux parois !

En outre, ces microspores possèdent vraisemblablement, à maturité, une sinon deux parois internes, pseudo-endospore ou (et?) endospore...

Ces problèmes ne peuvent être résolus par l'observation des microspores mûres ; ils le seront certainement par une étude de la morphogenèse de leurs parois sporales.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

CHAPITRE V

PHENOMENES CONCOMITANTS DE LA MORPHOGENESE DES PAROIS SPORALES

Les observations relatées dans les chapitres précédents concernent essentiellement les parois sporales elles-mêmes. Ce chapitre est consacré à l'exposé d'un certain nombre d'observations de caractère plus général : les unes ont trait au protoplasme des tétraspores et à celui du tapis ; les autres portent sur les phénomènes de dépôt et de transformation de substances se produisant au niveau des parois sporales ou en divers points de la cavité sporangiale.

OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

A. Le protoplasme des tétraspores.

Le reticulum endoplasmique. Il est assez peu développé dans les tétraspores jeunes ; il porte en général une faible quantité de ribosomes.

Des saccules isolés de taille variable sont dispersés en plus ou moins grand nombre dans le cytoplasme. Dans les tétraspores fixées avant le début de la formation de l'exospore, on observe fréquemment des saccules dont l'une des extrémités se trouve à proximité immédiate du plasmalemme tétrasporal (Pl.17, fig.1 et Pl.29, fig.1 par exemple). Cette disposition ne se rencontre plus, ou très rarement, par la suite.

Chez *Os. regalis* et *B. spicant*, la plupart des tétraspores,

sinon toutes, renferment un ensemble de saccules disposés en cylindres concentriques (Pl.18, fig.2 ; Pl.19, fig.6 ; Pl.32, fig.3). Ces saccules sont lisses ; seules les surfaces du plus externe et du plus interne d'entre eux, en contact avec le hyaloplasme environnant, portent quelques ribosomes. Les cylindres se rompent l'un après l'autre en commençant par les plus superficiels ; ils s'étendent et se chargent progressivement de ribosomes. Ils constituent finalement un ensemble de nappes parallèles qui restent généralement groupées (Pl.30, fig.7). Je n'ai pas observé de R.E. nettement organisé de façon similaire chez *Oph. vulgatum*.

En outre, chez *Os. regalis* et *B. spicant*, on trouve dans la région médiane de la crête cytoplasmique proximale des tétraspores un saccule du R.E. disposé parallèlement au plasmalemme à peu de distance de celui-ci (cf. Ch.III et IV). Ce saccule est, en général, un peu plus étroit et plus pauvre en ribosomes que les autres éléments du R.E. tétrasporal. Le rôle et le sort de ce saccule sont discutés plus loin (voir "La crête cytoplasmique proximale").

Le reticulum endoplasmique des tétraspores d'*Oph. vulgatum* et de *B. spicant* ne semble pas se développer beaucoup au cours de la sporogenèse. Par contre, lors des dernières phases de la formation de l'exospore, le cytoplasme des spores d'*Os. regalis* renferme de nombreux saccules abondamment tapissés de ribosomes (Pl.23, fig.7).

Le hyaloplasme. Suivant l'espèce considérée, les stades de la sporogenèse, le mode de fixation, le hyaloplasme des tétraspores présente des aspects différents. Cependant, de façon générale, la trame hyaloplasmique est nettement moins dense et les ribosomes libres moins nombreux que dans le tapis enveloppant les tétrades. (Il en est ainsi depuis la méiose, alors que, avant le début de celle-ci, le hyaloplasme des jeunes cellules-mères était beaucoup plus dense et riche en ribosomes que celui du tapis).

J'ai indiqué (Ch. II et III) la présence d'un fin "liseré hyaloplasmique" dense contre le plasmalemme limitant le sommet de la crête proximale chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*. L'existence d'un tel liseré dans les tétraspores de *B. spicant* n'a pu être vérifiée.

Chez cette dernière espèce, la fixation osmique simple des tétraspores met en évidence des microtubules répartis à proximité du plasmalemme. Dans la crête proximale, la plupart de ces microtubules sont disposés parallèlement à l'axe de la crête (Pl.30, fig.3).

L'appareil de Golgi. Les tétraspores jeunes des diverses espèces étudiées renferment de nombreux dictyosomes qui manifestent une grande activité (Pl.1, fig.4 ; Pl.17, fig.4; Pl.29, fig.3; Pl.30, fig.6). Ceux-ci produisent en abondance des vésicules de petite taille semblant migrer vers le plasmalemme. Ces vésicules contiennent des matériaux, granules ou petites fibrilles suivant le cas, semblables à ceux qui constituent la paroi spéciale environnant les tétraspores.

L'analogie entre l'aspect du contenu des vésicules golgiennes et celui des substances de la paroi spéciale est frappante : ces divers matériaux réagissent exactement de la même façon aux fixateurs et colorants ; ils sont certainement identiques, et il paraît hors de doute que l'appareil de Golgi des tétraspores contribue, pour une large part du moins, à l'édification de la paroi spéciale. (Au cours des premières phases de la formation de cette paroi, les dictyosomes des cellules-mères ont présenté les mêmes caractéristiques et joué le même rôle).

Chez *B. spicant*, j'ai observé assez fréquemment des vésicules golgiennes se raccordant au plasmalemme tétrasporal et déversant directement leur contenu à l'extérieur du cytoplasme (Pl.30, fig.4). Mais même chez cette espèce, et plus encore chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*, le nombre de vésicules golgiennes présentes dans le cytoplasme superficiel des tétraspores paraît très élevé par rapport au nombre de celles qui sont manifestement en relation directe avec le plasmalemme : on peut se demander si le contenu d'un certain nombre de vésicules n'est pas libéré dans le cytoplasme pour être ensuite expulsé hors des tétraspores à travers le plasmalemme...

Les dictyosomes des tétraspores d'*Os. regalis* produisent de temps à autre, en sus des petites vésicules déjà décrites, quelques vésicules beaucoup plus grandes au contenu clair (Pl.17, fig.4) ;

la destinée de ces vésicules n'est pas connue. Un phénomène analogue n'a été observé que très rarement chez les autres espèces étudiées.

A partir du moment où débute l'organisation de l'exospore, l'activité des dictyosomes diminue nettement, et leur nombre semble se réduire. Chez *Oph. vulgatum*, les saccules émettent quelques vésicules très petites (Pl.4, fig.4) ; au cours de la fixation, le contenu des vésicules précipite en une aiguille qui traverse parfois la membrane vésiculaire. Chez *Os. regalis*, les extrémités des saccules sont pour la plupart à peine renflées ; certains saccules, toutefois, produisent encore de grandes vésicules au contenu clair (Pl.20, fig.5). Chez *B. spicant* (Pl.32, fig.2), les dictyosomes paraissent à peu près complètement inactifs.

Le vacuome. Jusqu'à la mise en place du pli proximal, le cytoplasme tétrasporal renferme des vésicules de dimensions modestes, délimitées par une membrane plus ou moins plissée ; ces vésicules appartiennent probablement au vacuome (Pl.5, fig.1 par exemple). Par la suite, ce dernier se développe brusquement : il se forme alors dans les tétraspores de chaque espèce une vacuole centrale qui occupe la plus grande partie du volume disponible à l'intérieur de la paroi sporale. Sauf dans une zone où sont regroupés le noyaux et la majorité des organites cellulaires, le cytoplasme ne forme plus qu'une couche peu épaisse entre l'exospore et le tonoplaste. Cette vacuole persiste jusque vers la fin de la formation des parois sporales (voir plus loin "Maturation du contenu sporal").

Les mitochondries. De façon générale, les mitochondries des tétraspores sont moyennement abondantes et de taille médiocre. Elles semblent peu actives durant toute la partie de la sporogenèse étudiée ici.

Dans quelques tétraspores d'*Oph. vulgatum* et, plus fréquemment, dans celles d'*Os. regalis* (Pl.18, fig.2), j'ai trouvé un certain nombre de mitochondries dont la membrane externe s'évagine en un tube plus ou moins long, large de 400 à 700 Å. Je ne puis proposer aucune interprétation de ce phénomène (limité, dans les sporanges,

aux seules mitochondries des tétraspores) ; il est peut-être dû à un artefact de préparation.

Les plastes. Les jeunes tétraspores possèdent un certain nombre de plastes peu différenciés. Ces plastes sont nettement plus volumineux que les mitochondries ; ils ont un nombre réduit de crêtes et renferment un ou plusieurs petits grains d'amidon.

Apparemment peu actifs pendant un certain temps, ces plastes s'enrichissent en amidon après la mise en place du pli proximal. Les tétraspores d'*Oph. vulgatum* fixées au cours de la formation de l'exospore externe contiennent des amyloplastes renfermant plusieurs grains d'amidon volumineux. Chez *Os. regalis*, le développement des plastes débute un peu plus précocement que chez l'espèce précédente ; les amyloplastes deviennent énormes et chacun d'eux renferme un très grand nombre de grains juxtaposés (Pl.22, fig.2). Les tétraspores âgées de *B. spicant* possèdent également des amyloplastes, mais ces derniers sont assez peu nombreux et les quelques grains d'amidon de chaque plaste restent relativement petits.

Vers le moment où s'achève la formation de l'exospore, on trouve dans les spores d'*Os. regalis* des plastes ovoïdes qui se transforment rapidement en chloroplastes (les spores de cette espèce sont des spores chlorophylliennes à germination rapide).

Le noyau. Le noyau des tétraspores nouvellement formées est volumineux ; il renferme un ou plusieurs nucléoles. Il est globuleux ou parfois -chez *Os. regalis* en particulier (Pl.17, fig.1)- légèrement lobé. L'enveloppe nucléaire forme des invaginations plus ou moins profondes, qui restent en général en relation avec le cytoplasme et renferment quelques éléments cellulaires tels que mitochondries ou globules lipidiques (Pl.19, fig.1).

Par la suite, au cours de la formation de la crête proximale, les lobes et invaginations s'atténuent et tous les noyaux prennent une forme sphérique. Les connections entre l'enveloppe nucléaire et les éléments du R.E. sont moyennement abondantes.

Dans diverses tétraspores d'*Oph. vulgatum* fixées avant la mise en place du pli proximal, j'ai observé des évaginations de l'envelop-

pe nucléaire rayonnant en nombre plus ou moins grand d'une part vers la face distale, d'autre part vers les régions de la face proximale situées de part et d'autre de la base de la crête cytoplasmique. La plupart de ces évaginations sont étroites et formées par la seule membrane plasmique externe : elles sont analogues aux profils du R.E. Mais certaines d'entre elles sont plus larges et constituées de deux tubes concentriques ; la membrane plasmique interne elle-même s'est évaginée en un tube rempli de substances nucléaires (Pl.6, fig.3).

Cette organisation a été observée très rarement chez les autres espèces étudiées, et, dans chaque cas, le nombre d'évaginations visibles était très faible. Si elles ne sont pas dues à un artefact de préparation, ces évaginations semblent indiquer l'existence de corrélations étroites entre le noyau tétrasporal et le cytoplasme périphérique ou le plasmalemme au cours de certaines phases de la morphogenèse sporale.

Lorsque le vacuome tétrasporal se développe, le noyau est refoulé en position latérale ; il se place en général au voisinage de l'une des extrémités de l'aperture sporale.

Les sphéroïdes granuleux. On peut observer dans le cytoplasme tétrasporal des diverses espèces étudiées des amas sphériques constitués par une accumulation de granules (Pl.1, fig.4 ; Pl.4, fig.4; Pl. 19, fig.1,6 ; Pl.31, fig.6). Ces amas ont un diamètre de 0,7 à 0,9 µ ; ils sont toujours dépourvus de membrane limitante. Sur un certain nombre de sections, on trouve à leur périphérie plusieurs globules denses, très sombres, larges d'un millier d'Angstroems. J'ai donné à ces formations -non encore décrites, semble-t-il- le nom de "sphéroïdes granuleux".

Dans les tétraspores jeunes, ces sphéroïdes granuleux sont placés à proximité du noyau, en position latérale par rapport à l'axe des pôles. Ils s'éloignent peu à peu du noyau, tout en restant approximativement dans le plan équatorial des tétraspores.

Chez *B. spicant*, il y a deux sphéroïdes granuleux dans chaque tétraspore. Les coupes sériées montrent d'une part que ces formations se colorent de la même manière que le contenu nucléaire,

d'autre part qu'elles se placent toujours, dans ces spores allongées, à proximité de leurs deux extrémités. Chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*, je n'ai pu déterminer le nombre exact de sphéroïdes existant dans chaque tétraspore ; il est probable -mais non absolument certain- qu'il y en a également deux.

L'origine des sphéroïdes granuleux n'est pas connue. Ils sont présents dans les cellules-mères au moment où se déroule la cytocinèse post-méiotique ; je n'en ai pas trouvé trace aux stades antérieurs. D'autre part, j'ai pu constater leur existence dans des tétraspores âgées (fin de la formation de l'exospore), chaque fois que l'état du cytoplasme l'a permis ; je ne puis dire si ces formations sont conservées dans les spores mûres. Bien que cette hypothèse ne soit actuellement étayée par aucune observation probante, il est tentant de faire un rapprochement entre ces sphéroïdes granuleux et les centrioles qui apparaissent au cours de la spermatogenèse dans les anthéridies des Ptéridophytes.

Les vésicules extra-cellulaires. Les tétraspores "nues" portent sur leur surface des vésicules de forme et de taille variables (Ch. II, III, IV). J'ai donné à ces vésicules le nom de "vésicules extra-cellulaires" et fait, à leur sujet, un rapprochement avec les plasmalemmasomes définis par Marchant et Robards.

Ces vésicules dérivent vraisemblablement de petites évaginations du plasmalemme qui s'étranglent à leur base et s'isolent de la cellule (Pl.1, fig.2; Pl.17, fig.3). Elles renferment une petite quantité de hyaloplasme, probablement des ribosomes, et parfois quelques vésicules de très petite taille. Il semble que les "micro"-vésicules contenues dans les vésicules extra-cellulaires (ou du moins certaines d'entre elles) proviennent du reticulum endoplasmique des tétraspores : on observe parfois, en effet, l'extrémité de profils du R.E. pénétrant dans les évaginations du plasmalemme (Pl.1, fig.2).

L'élaboration des vésicules extra-cellulaires commence au cours des phases pré-méiotiques et s'interrompt avant le début de l'édification de l'exospore. Par la suite, ces vésicules sont emprisonnées entre les premiers éléments de l'exospore et le plasmalemme. Celui-

ci forme alors des invaginations dans lesquelles les vésicules se rassemblent (Pl.19, fig.5 ; Pl.20, fig.5,6) ; ces sortes de poches restent ouvertes vers l'espace péri-cellulaire.

Les vésicules extra-cellulaires sont nettement plus abondantes chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis* que chez *B. spicant*. Dans le cas de cette dernière espèce, le matériel abandonné par le cytoplasme au cours de son retrait hors du pli proximal est en grande partie refoulé dans les invaginations du plasmalemme qui se forment sous les extrémités de l'aperture (Pl.31, fig.6). Ce matériel est constitué de membranes et de vésicules analogues aux vésicules extra-cellulaires ; il se trouve placé dans les mêmes conditions que ces dernières, et a certainement une destinée identique. Il est probable que la mise en place du pli proximal chez les autres espèces s'accompagne également de la formation de nouvelles poches de vésicules ou de l'extension des poches préexistantes.

Les poches de vésicules se retrouvent dans les tétraspores plus ou moins âgées. Je ne puis affirmer formellement qu'elles existent encore à la fin de la sporogenèse, mais cela est très vraisemblable.

Phénomènes de pinocytose (?). Avant la formation des premiers éléments de l'exospore, le plasmalemme limitant la face distale des tétraspores présente (chez *B. spicant* en particulier) un contour très sinueux. Il forme des invaginations au contenu clair (Pl.30, fig.6), larges de 1000 à 2000 Å, qui semblent s'étrangler et donner naissance à des vésicules qui s'enfoncent dans le cytoplasme tétrasporal (Pl.30, fig.7). Ces images suggèrent l'ingestion par les tétraspores de substances (en vue d'une mise en réserve ?) par un processus de pinocytose.

La crête cytoplasmique proximale.

Cette sorte de protubérance allongée, triradiée ou rectiligne suivant les cas, qui se constitue puis se résorbe sur la face proximale des jeunes tétraspores représente une curieuse particularité de la sporogenèse des Filicinées isosporées et de quelques autres Ptéridophytes.

- Formation de la crête. Elle est due essentiellement à la rétraction du cytoplasme tétrasporal de part et d'autre de la région médiane des arêtes de la face proximale : l'apparition et le développement de cette crête correspondent donc à un phénomène de contraction cellulaire plutôt qu'à un processus d'extension cytoplasmique.

L'hypothèse (plausible et imparfaitement infirmée par l'étude photonique de la sporogenèse) selon laquelle cette transformation du modelé du cytoplasme tétrasporal serait en relation avec la persistance de ponts cytoplasmiques entre tétraspores s'est avérée sans fondements. Le microscope électronique a permis de constater que les quatre cellules-filles de chaque tétrade sont complètement indépendantes l'une de l'autre ; de plus, la formation de la crête proximale intervient seulement lorsque les tétraspores ont déjà acquis depuis un certain temps leur totale individualité et sont séparées l'une de l'autre par une paroi continue, plastique, généralement épaisse de quelques microns.

La formation de la crête cytoplasmique de chaque tétraspore est donc, apparemment du moins, sous la seule dépendance de la tétraspore elle-même.

- Particularités cytoplasmiques de la crête. Le protoplasme tétrasporal montre peu d'indices manifestes d'une activité particulière en relation avec l'édification de la crête. Dans son ensemble, celle-ci est constituée par un cytoplasme banal renfermant divers organites cellulaires, moins nombreux à ce niveau, en général, que dans les autres régions des cellules tétrasporales. Les seules particularités vraiment caractéristiques du cytoplasme de la crête se localisent au niveau du sommet de cette dernière : il s'agit d'une part du "liseré hyaloplasmique dense", d'autre part de la nappe du reticulum endoplasmique s'étendant parallèlement au plasmalemme à peu de distance de celui-ci.

Le liseré hyaloplasmique dense a été observé dans les tétraspores d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis* ; sa présence est incertaine chez *B. spicant*. Il correspond apparemment à une sorte de condensation du hyaloplasme (associée à des microtubules ?) contre le plasma-

lemme bordant la région médiane de la crête proximale. Il est visible au niveau des arêtes de la face proximale des tétraspores dès la fin de la cytocinèse des cellules-mères ; sa densité semble augmenter quelque peu au cours du développement de la crête, puis s'atténuer peu avant le retrait de cette dernière.

La nappe du R.E. qui occupe le sommet de la crête chez *Os. regalis* et *B. spicant* -mais non chez *Oph. vulgatum*- est en place au niveau des arêtes de la face proximale dès que les tétraspores sont complètement séparées l'une de l'autre. Elle se rapproche quelque peu de la surface au cours de l'édification de la crête, et épouse le contour du sommet de cette dernière sans toutefois entrer en contact avec le plasmalemme. Le sort de cette nappe n'est pas connu avec certitude ; quand le retrait de la crête est terminé, on trouve fréquemment une nappe du R.E. sous le pli proximal (Pl.31, fig.5), mais rien ne permet d'affirmer qu'il s'agit du même saccule.

L'interprétation du liseré hyaloplasmique et celle de la nappe du R.E. sont malaisées. On peut évidemment supposer qu'il y a une relation entre l'existence du premier et la formation de la crête cytoplasmique, mais aucun argument ne peut être avancé à l'appui de cette hypothèse.

Le saccule du R.E., quant à lui, a probablement un rôle différent. Qu'il soit présent ou absent, la crête s'édifie de la même manière. D'autre part, au cours de travaux sur l'ontogénie des parois pollimiques, plusieurs auteurs ont, à la suite de Heslop-Harrison (1963), constaté l'existence d'une nappe du R.E. disposée parallèlement au plasmalemme au niveau des futures apertures de microspores d'Angiospermes . L'analogie existant sur ce point entre des microspores de végétaux supérieurs et les tétraspores d'une partie des Filicinées est remarquable. Or, chez les Angiospermes et chez les Filicinées concernées, la nappe du R.E. s'étend en face d'une région du plasmalemme au-dessus de laquelle l'exine, comme l'infrastructure exosporale, se développent moins qu'en tout autre point. Il y a donc probablement une corrélation plus ou moins directe entre la présence

de cet élément du R.E. et le développement limité de l'édifice exinique ou exosporal au niveau des apertures.

L'exemple d'*Oph. vulgatum*, chez qui ce saccule du R.E. n'existe pas, vient -en partie- étayer cette théorie : dans cette espèce, le développement de l'infrastructure exosporale autour du sommet de la crête est beaucoup plus important que chez les autres espèces étudiées. Toutefois, cette infrastructure est nettement plus réduite à ce niveau qu'elle ne l'est dans les autres régions de la paroi. Le R.E. n'est donc probablement pas le seul agent susceptible de limiter le développement de l'infrastructure exosporale...

- Retrait de la crête. Lorsque l'infrastructure feuilletée de l'exospore est en grande partie organisée, la crête proximale devenue très étroite se résorbe complètement, tandis que l'édifice qui s'est formé sur ses flancs et son sommet se reploie sur lui-même pour constituer le pli proximal.

En raison, probablement, de son déroulement rapide, cette résorption n'a pu être étudiée de façon complète. L'ensemble des observations réalisées permet néanmoins d'avoir un aperçu des principales modalités de ce phénomène.

Dans une phase préliminaire, les organites cellulaires présents dans la crête migrent hors de cette région des tétraspores. Puis de part et d'autre de la partie supérieure de la crête, le plasmalemme forme des invaginations étroites qui se multiplient, se rejoignent et fusionnent entre elles. Il en résulte une fragmentation du cytoplasme en petites portions globuleuses enveloppées de plasmalemme. Le cytoplasme formant l'extrémité de la crête se résout ainsi en un grand nombre d'éléments analogues aux vésicules extracellulaires, mêlés à des fragments de membranes plus ou moins étendus.

Ce phénomène intéresse seulement le cytoplasme constituant la partie supérieure de la crête. Sa partie profonde, au-dessus de laquelle le plasmalemme s'est reconstitué en une pellicule continue, ne se fragmente pas : elle est progressivement repoussée hors du pli qui se referme, en même temps que les vésicules et les membranes qui la surmontent.

Maturation du contenu sporal. La maturation des spores se traduit par une transformation profonde, et relativement rapide, du contenu sporal. Ce phénomène se produit très tardivement, pendant la formation de la périspore ; il s'achève vraisemblablement au cours de la libération des spores, et peut-être, dans certains cas, après celle-ci.

L'étude du contenu des spores mûres est malaisée. Que ce soit du fait de fixations imparfaites ou en raison d'une évolution normale des cellules sporales, les constituants du protoplasme sont peu visibles, sinon méconnaissables.

Quoi qu'il en soit, il est certain que chez toutes les espèces étudiées, le premier -ou du moins le plus évident- des phénomènes liés à la maturation de la cellule sporale est la réduction de la grande vacuole centrale des tétraspores en cavités de plus petite taille. Par la suite, l'aspect du contenu de ces cavités se modifie plus ou moins ; il se produit certainement une transformation physique de ce contenu qui devient semi-fluide ou solide. Durant la même période, les grains d'amidon sont conservés ; il y a peut-être rupture des membranes plastidiales. Le hyaloplasme est envahi par une substance granuleuse au sein de laquelle il est souvent difficile de reconnaître les éléments figurés du cytoplasme.

Chez *Oph. vulgatum* (Pl.11, fig.1,3), la répartition des divers constituants du contenu sporal mûr semble assez désordonnée. Baignant dans un fond granuleux, on trouve des grains d'amidon multiformes, des gouttelettes (lipidiques ?), des grains ovoïdes de la taille des grains d'amidon mais plus sombres que ces derniers et souvent corrodés à leur périphérie ; le noyau occupe une position plus ou moins excentrique.

Le plasmalemme des spores d'*Os. regalis* est bordé par une couche à peu près continue de vésicules au contenu peu contrasté, sous laquelle sont disposés les chloroplastes (Pl.24, fig.5 ; Pl.25, fig.2). La partie centrale de la cavité sporale est occupée par les diverses substances de réserve et le noyau ; les interstices sont comblés par le cytoplasme et les substances granuleuses.

Chez *B. spicant* et de façon plus générale chez la plupart des Filicales (voir par exemple Pl.40, fig.1, *Anemia phyllitidis*, et Pl.48, fig.3, *Cheilanthes odora*), la région périphérique de la cellule est occupée par un matériel granuleux et des vésicules de petite taille. A l'intérieur se trouvent des vésicules beaucoup plus volumineuses, contiguës ou séparées par d'étroites travées granuleuses. Les éléments figurés du cytoplasme sont groupés en amas dispersés çà et là ; une partie d'entre eux forment avec le noyau un amas plus important placé à peu de distance de l'aperture.

B. Le protoplasme du tapis.

Organisation générale du tapis. Le tapis des diverses espèces considérées a une organisation plasmodiale. Il semble, d'après une étude encore incomplète de la formation de ce plasmode, que les dernières mitoses de ce tissu soient suivies de cytocinèses incomplètes avec résorption des plaques cellulaires. Toujours est-il que les parois squelettiques délimitant l'aire tapétale portent des diverticules plus ou moins développés qui s'enfoncent dans la masse plasmodiale (Pl.2, fig.2, par exemple).

Le tapis s'insinue entre les cellules-mères puis entre les tétrades, plus ou moins précocement et rapidement suivant les espèces, comme cela a été indiqué dans les chapitres précédents. Dans tous les cas, les tétrades sont tôt ou tard isolées l'une de l'autre dans des cavités indépendantes, les loges tétradiques ; par la suite, le tapis pénètre plus ou moins profondément entre les tétraspores de chaque tétrade. Aux points où les travées du cytoplasme enveloppant les tétrades se rejoignent, ces travées s'affrontent sans fusionner : les deux portions de plasmalemme se faisant vis à vis se dissocient progressivement, mais ces zones de jonction sont reconnaissables jusqu'au début de la dégénérescence du tapis.

Le reticulum endoplasmique. Il est développé et vraisemblablement très actif. Des saccules isolés sont disséminés dans les différentes régions du cytoplasme du tapis (Pl.2, fig.1,2 ; Pl.18,

fig.3,4 ; Pl.29, fig.1). On trouve par endroits, en particulier à proximité des loges tétradiques, des ensembles de saccules très allongés, disposés parallèlement les uns aux autres (Pl.4, fig.5). Ces grands saccules rassemblés en groupes sont abondamment tapissés de ribosomes ; les saccules isolés portent également des ribosomes, mais généralement en moindre quantité.

On peut observer çà et là des extrémités de saccules du R.E. venant s'appliquer contre le plasmalemme, sans qu'il y ait fusion entre les membranes (Pl.18, fig.2).

Le hyaloplasme. D'une région à l'autre du tapis, la trame hyaloplasmique est plus ou moins dense et plus ou moins chargée de ribosomes ; mais, dans son ensemble, le tapis est riche en ribosomes libres.

L'appareil de Golgi. Les dictyosomes sont abondants dans le tapis et visiblement très actifs jusque vers la fin de la formation de l'exospore. Ils sont parfois formés d'un nombre relativement élevé de saccules (Pl.4, fig.5). Ils produisent de nombreuses ampoules plus ou moins grandes, dont le contenu est clair au centre des ampoules et légèrement granuleux près de la membrane limitante (Pl.2, fig.1 ; Pl.18, fig.3 ; Pl.22, fig.4 ; Pl.30, fig.5). Après s'être détaché des saccules, ces ampoules augmentent de diamètre et fusionnent entre elles. Elles forment ainsi des vésicules de grande taille, au contour irrégulier, qui se raccordent au plasmalemme bordant les loges tétradiques et déversent leur contenu dans ces loges (Pl.7, fig.3 ; Pl.32, fig.4).

L'appareil de Golgi du tapis des diverses espèces étudiées semble donc jouer un rôle très actif au cours de la genèse de l'exospore, en tant que transporteur de substances vers les loges tétradiques.

Le vacuome. Le vacuome du tapis est généralement peu développé.

Les mitochondries. Le tapis renferme de nombreuses mitochondries, pourvues de villosités et de crêtes abondantes et présentant un stroma relativement dense.

Chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*, les mitochondries affectent souvent des formes compliquées (Pl.2, fig.1; Pl.18, fig.3,4) : beaucoup sont cupuliformes ou montrent un contour très irrégulier. L'étude de séries de coupes ultra-fines a permis de constater que ces organites forment parfois des édifices très complexes : il est probable que les mitochondries du tapis se multiplient activement suivant un processus de bourgeonnements suivis d'étranglements. Vers la fin de la formation de l'exospore, les mitochondries affectent en général des formes moins tourmentées.

Les mitochondries du tapis de *B. spicant* ont pour la plupart des formes simples.

Le chondriome du tapis est très actif avant et pendant l'édification de l'exospore ; son activité décroît vraisemblablement au cours des dernières phases de la formation de la couche externe de cette paroi.

Les plastes. Les plastes sont nombreux dans le tapis (Pl.1, fig.1; Pl.18, fig.3; Pl.29, fig.1). Ils sont plus ou moins globuleux, pourvus d'un petit nombre de crêtes internes, et renferment de petits grains d'amidon. Ils n'évoluent guère depuis la cytocinèse des cellules-mères jusqu'à la dégénérescence du tapis ; tout au plus peut-on noter un développement plus ou moins sensible des grains d'amidon.

Les noyaux. On trouve dans le tapis un certain nombre de noyaux volumineux. Ils sont plus ou moins lobés et prennent parfois un contour effilé quand ils s'insinuent dans les cloisons séparant les tétrades.

Les vésicules extra-cellulaires. On peut observer, au voisinage du plasmalemme bordant les loges tétradiques, des petites vésicules analogues aux vésicules extra-cellulaires des tétraspores (Pl.7, fig.3; Pl.18, fig.2). Ces vésicules sont toutes produites par le tapis, mais suivant différents processus : il y a parmi elles à la fois des plasmalemmasomes et des lomasomes (Arrigoni et Rossi 1963) ; elles correspondent au terme générique de "corps paramuraux" ("paramural bodies" de Marchant et Robards).

Le rôle de ces vésicules n'est pas connu.

La dégénérescence du tapis. Chez les diverses espèces étudiées, l'aspect du tapis reste inchangé pendant la plus grande partie de la durée de l'édification de l'exospore. Le ralentissement de l'activité de ce tissu se traduit par un appauvrissement en ribosomes libres ou liés au R.E., une moindre production d'ampoules golgiennes, la régularisation de la forme des mitochondries (*Oph. vulgatum* et *Os. regalis*) et peut-être une diminution de leur nombre ; en outre, le tapis manifeste une moins grande résistance aux actions mécaniques. Puis le reticulum endoplasmique se résout en vésicules de dimensions et de formes diverses (ce stade est souvent précédé par une phase de dilatation des saccules). Le plasmalemme se fragmente et le cytoplasme se dissocie progressivement.

Ces phénomènes se produisent peu avant la fin de la formation de l'exospore chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*. Dans des travées conservant plus ou moins nettement leur forme antérieure (Pl.9, fig.5), on trouve à ce moment, au milieu de vésicules de taille variée, des éléments cellulaires encore bien conservés : plastes amylifères, mitochondries qui renferment souvent un amas dense de membranes agglutinées (Pl.9, fig.3), dictyosomes (Pl.9, fig.4), masses de substances nucléaires.

Par la suite, la désorganisation du tapis s'accélère : la cavité sporangiale ne renferme bientôt plus, outre les spores, que des amas de moins en moins importants de vésicules, de lamelles et de granules.

Chez *B. spicant*, la destruction du tapis est un peu plus tardive. Celui-ci paraît encore en bon état lorsque la formation de l'exospore s'achève (Pl.34, fig.4). Mais les phénomènes de dégénérescence doivent se succéder rapidement par la suite : le tapis est en grande partie désorganisé au moment de la différenciation des écailles de la périspore interne (Pl.35, fig.5). Quand les feuillets de la périspore externe s'organisent, les restes du tapis se présentent sous la forme de traînées de vésicules et de membranes recouvertes de granules (Pl.36, fig.4), parmi lesquelles on devine

parfois quelque organite en voie de décomposition. Ces traînées disparaissent avant la fin de la formation de la périspore.

C. Commentaires.

Sur l'activité des cellules tétrasporales.

Les tétraspores contribuent pour une large part, sans aucun doute, au développement de la paroi spéciale par l'intermédiaire de leur appareil de Golgi. Mais à partir de la fin de la formation de cette paroi, le protoplasme tétrasporal montre peu d'indices d'une activité liée à l'élaboration des parois sporales.

Il est cependant très probable que les cellules tétrasporales coopèrent à la genèse de l'exospore (voir plus loin). En outre, la constitution de la pseudo-endospore (chez *B. spicant* en particulier) et, à fortiori, celle de l'endospore sont indubitablement dues à la seule activité des cellules sporales.

D'après Marchant et Robards, les plasmalemmasomes auraient pour fonction de fournir des enzymes jouant un rôle dans la formation des parois des cellules végétales banales : on peut supposer que les vésicules extra-cellulaires mises en réserve dans les poches du plasmalemme ouvertes vers l'espace péri-cellulaire ont une fonction analogue. Mais cette hypothèse reste à vérifier ; il faudrait en outre pouvoir préciser à laquelle des parois en formation s'applique l'action des éventuelles enzymes.

Les phénomènes qui se produisent dans la plupart des cellules sporales lors de la maturation des spores rappellent quelque peu ceux qui ont lieu dans les organes de réserve des graines des végétaux supérieurs en voie de maturation. Par contre, dans les spores à germination rapide comme celles d'*Os. regalis*, le protoplasme évolue de façon différente, comme l'indique en particulier la présence de chloroplastes et d'un reticulum endoplasmique rugueux bien développé.

Sur l'activité du tapis. Ce plasmode est manifestement très actif depuis l'individualisation des tétraspores jusqu'au moment de sa destruction.

Le tapis fournit certainement aux tétraspores une grande quantité de substances diverses, qui parviennent dans les loges tétradiques par l'intermédiaire des dictyosomes mais aussi, probablement, par passage direct à travers le plasmalemme ou par d'autres moyens (corps paramuraux, etc...).

Certaines de ces substances doivent pénétrer dans les tétraspores avant et -sans doute- pendant la formation de l'exospore afin d'assurer le développement de ces cellules ainsi que la constitution des réserves sporales. Mais d'autres substances, parmi celles que le tapis élabore et déverse dans les loges tétradiques, représentent très vraisemblablement les précurseurs des constituants d'une partie au moins de l'exospore (voir la dernière partie de ce chapitre).

Les moyens d'investigation utilisés n'ont pas permis de déterminer quels sont les éléments cellulaires qui produisent ces substances ; la nature exacte de ces dernières est également inconnue. Mais il est hors de doute que, jusqu'à la fin de la formation de l'exospore, ces substances sont élaborées par un tissu présentant tous les signes d'une activité cellulaire normale : c'est seulement au cours des dernières phases de la sporogenèse que la matière même du tapis s'intègre aux spores, alors que l'exospore est déjà constituée, et que l'accumulation des substances de réserve dans le cytoplasme sporal doit être achevée.

PHENOMENES EXTRA-CELLULAIRES EN RELATION AVEC LA MORPHOGENESE DES PAROIS SPORALES

Les observations rapportées ici ont trait à divers phénomènes sans liens apparents entre eux, qui se produisent au cours de la sporogenèse en dehors des territoires cellulaires des tétraspores et du plasmode tapétal. Ces observations présentent l'intérêt de fournir, par recoupements, un certain nombre de renseignements sur les modalités de la formation de l'exospore et de la périspore.

A. Remarques concernant les parois sporales et leur évolution.

"Test" du nitrate d'argent chez B. spicant. Il paraît utile de reprendre ici certaines des remarques exposées dans ma note de 1966 sur la formation de l'exospore chez *B. spicant*. Ces remarques concernent la répartition des grains d'argent fixés sur des coupes traitées par NO3Ag.

- Jusqu'à l'achèvement de la formation de la couche interne, l'argent ne se dépose ni sur cette couche, ni à son voisinage.

- Dès la fin de cette phase, on observe des grains d'argent entre le plasmalemme et la couche interne, sur l'amas sous-apertural et dans la fente aperturale.

- Lors de la formation de la strate fissurée, les grains d'argent se fixent en outre sur la couche interne (en petite quantité) et, de façon très dense, sur la strate fissurée elle-même (voir Pl.33, fig.1).

- La substance qui se dépose en couche continue sur la strate fissurée fixe également l'argent ; mais la densité des grains d'argent tend à diminuer dans la région superficielle de l'exospore.

- Par la suite, tandis que l'arête sus-aperturale se constitue (Pl.34, fig.1), la densité du dépôt d'argent diminue et sa limite externe commence à régresser.

- Cette régression se poursuit pendant les derniers stades de la formation de l'exospore (Pl.34, fig.2). A ce moment, les grains d'argent ne se fixent ni entre le plasmalemme et l'exospore interne, ni sur cette dernière, ni sur l'amas sous-apertural : l'argent se dépose seulement sur la partie profonde de l'exospore externe et dans la fente aperturale.

- Quand l'exospore est définitivement formée, le contenu de la fente aperturale ne fixe plus l'argent. La partie de l'exospore externe qui retient encore le métal continue à diminuer progressivement durant un certain temps (au cours duquel l'épaisseur de la paroi se réduit légèrement).

Il semble bien que l'argent se fixe sur une substance élaborée par la cellule tétrasporale à partir du moment où l'exospore interne

est achevée. L'origine de cette substance est inconnue : les essais d'imprégnation du cytoplasme par le nitrate d'argent n'ont pas donné de résultats probants. A en juger d'après la répartition des grains d'argent au cours des diverses phases de la sporogenèse, cette substance migre à travers l'exospore interne vers la couche en formation. Sa production est interrompue quand l'exospore externe est presque terminée, et ses dernières "traces" s'acheminent dans la fente aperturale vers la crête sus-aperturale en voie d'achèvement.

Le traitement par NO3Ag des coupes de tétraspores d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis* n'a pas donné des résultats analogues, ce qui ne prouve évidemment pas que les tétraspores de ces espèces n'élaborent pas des substances destinées à rejoindre les zones superficielles de l'exospore à travers l'infrastructure feuilletée de cette paroi.

Les spores avortées. L'étude des sporanges entièrement avortés est délicate et peu concluante. Mais il arrive parfois que, dans des sporanges par ailleurs normaux, une ou toutes les tétraspores d'une tétrade avortent à un moment ou à un autre de leur développement. Il est alors possible de comparer directement les tétraspores aberrantes avec les tétraspores saines du même sporange. Cette étude présente un intérêt certain, bien qu'il soit généralement difficile de déterminer avec certitude la période au cours de laquelle l'avortement est intervenu.

J'ai observé, dans des sporanges de *B. spicant* fixés au moment de la formation de la strate fissurée, des tétraspores dont le cytoplasme a vraisemblablement cessé de fonctionner normalement assez tôt, au cours de l'élaboration de l'exospore interne. Ces tétraspores montrent un pli proximal incomplètement refermé avec retrait partiel du cytoplasme de la crête ; l'exospore interne est restée très fine (200 Å à la base du pli) et présente encore par endroits une structure bipelliculaire. La strate fissurée s'est édifiée sur la face proximale et la base du pli, mais elle est plus réduite que chez les spores normales.

Chez les diverses espèces étudiées, l'avortement intervient souvent plus tard, au cours de la formation de l'exospore externe.

Dans ce cas, l'exospore est généralement hypertrophiée (des constatations analogues ont été faites par plusieurs auteurs étudiant les parois polliniques). L'exospore interne présente parfois des excroissances irrégulières. L'uniformisation du contraste des différentes couches de l'exospore ne se produit pas ; chez les Filicales, le dépôt d'argent après traitement par NO3Ag reste très étendu et très dense ; la régression de ce dépôt au cours de la maturation sporale n'a pas lieu. L'acétolyse provoque soit une forte dilatation, soit la destruction des régions externes de l'exospore de ces spores.

L'aspect des tétraspores ayant avorté précocement indique que la formation de l'exospore interne est sous la dépendance directe du cytoplasme tétrasporal ; la mise en place du pli proximal est également dirigée par le cytoplasme. L'édification de la strate fissurée serait elle-même, mais en partie seulement, régie par les tétraspores : si le développement de cette strate est ralenti, son agencement en éléments juxtaposés ne paraît pas sensiblement modifié.

Dans les spores ayant avorté plus tardivement, l'hypertrophie des diverses couches de l'exospore est due -probablement- à deux phénomènes distincts.

L'avortement s'est vraisemblablement produit pendant les dernières phases de l'épaississement de l'exospore interne. Or toutes les observations réalisées, sur des spores normales ou pas, donnent à penser que la substance qui s'accumule sur la face profonde de l'exospore interne est fournie par le cytoplasme tétrasporal : alors que, dans les conditions normales, l'élaboration de la substance d'épaississement cesse à un moment donné, la dégénérescence cytoplasmique doit au contraire entraîner une hyperproduction de cette substance qui se répartit de façon plus ou moins désordonnée.

D'autre part, la mort du cytoplasme n'a pas empêché la formation de l'exospore moyenne et de l'exospore externe. Mais les transformations physico-chimiques liées à la maturation de l'exospore -qui se traduisent en particulier par la diminution de l'épaisseur de la paroi et l'uniformisation du contraste- ne se produisent pas normalement. Il semble donc que le cytoplasme sporal n'influe pas, ou guère, sur l'accumulation des substances qui recouvrent

l'infrastructure feuilletée de l'exospore, mais que, par contre, il joue un rôle primordial en ce qui concerne les transformations de maturation de ces substances.

B. Remarques sur la paroi spéciale et les formations extra-sporales dans la cavité sporangiale.

La paroi spéciale. La partie de la paroi spéciale qui enveloppe les tétrades s'est organisée dès avant la méiose ; son développement ultérieur est faible. Son épaisseur varie d'une espèce à l'autre : elle est nettement plus importante chez *Os. regalis* que chez les deux autres espèces étudiées. En revanche, dans le cas de ces dernières, l'isolement des tétrades par les cloisons du tapis est beaucoup plus précoce, en particulier chez *B. spicant* dont la paroi "péri-tétradique" est plus fine.

La partie "inter-sporale" de la paroi spéciale s'édifie seulement après la cytocinèse des cellules-mères ; mais elle se développe rapidement et devient, chez toutes les espèces, plus épaisse que la paroi péri-tétradique. Elle renferme toujours, dans sa région médiane, une couche distincte, généralement peu épaisse et plus ou moins discontinue, constituée par le contenu des vésicules de la plaque cellulaire post-méiotique.

La paroi spéciale atteint son développement maximum peu avant le début de l'édification de l'exospore. Par la suite, cette paroi perd peu à peu de sa densité : pour autant que l'on puisse en juger, sa disparition à peu près complète coïncide avec l'achèvement de la mise en place du pli proximal, c'est-à-dire avec la fin de la constitution de l'infrastructure feuilletée de l'exospore. Par contre, les substances provenant des vésicules de la plaque cellulaire subsistent et conservent leur disposition initiale beaucoup plus longtemps.

La paroi spéciale des diverses espèces étudiées est de nature

mucilagineuse et non de nature callosique (') (Waterkeyn 1967). Elle est souple, compressible, sans doute fortement hydratée. Sur les sections ultra-fines, elle présente de façon générale une texture fibrillo-granulaire plus ou moins nette. Son aspect varie quelque peu d'une espèce à l'autre, mais aussi dans une même espèce (*B. spicant* en particulier ; voir Ch.IV) en fonction du mode de fixation pratiqué. Ces variations sont évidemment liées à l'interaction des fixateurs et des constituants, certainement très hétérogènes, de la paroi...

Ces constituants, ou du moins ceux d'entre eux qui forment la trame fibrillo-granulaire visible sur les coupes ultra-fines, sont élaborés par les tétraspores (voir Protoplasme des tétraspores, "L'appareil de Golgi").

Comme je l'ai rappelé plus haut, cette trame fibrillo-granulaire s'appauvrit progressivement au cours de l'édification de l'infrastructure feuilletée de l'exospore (ce phénomène est particulièrement net chez *Oph. vulgatum* et *Os. regalis*). D'autre part, l'étude de la formation de cette infrastructure a montré (chez *Os. regalis* notamment) que les fibrilles et les granules de la paroi spéciale sont souvent associés aux feuillets en cours d'élaboration.

Ces divers faits laissent supposer -mais cela reste à démontrer de façon formelle- que les membranes qui sont à l'origine des feuil-

---

(') - Waterkeyn a démontré l'existence de callose dans la plaque cellulaire d'*Os. regalis*. La même technique (Aniline blue fluorochrome, Eschrich et Currier 1964) m'a permis de mettre cette substance en évidence dans les tétrades de *B. spicant* (je n'ai pu pratiquer convenablement la même expérimentation sur les tétrades d'*Oph. vulgatum*). Chez *B. spicant*, la callose rendue fluorescente forme une sorte de résille dense au niveau de la région médiane de la paroi inter-sporale.

La présence d'une quantité de callose, relativement importante chez *Os. regalis*, nettement plus faible chez *B. spicant*, au niveau de la couche formée par le contenu des vésicules de la plaque cellulaire est inconstestable. Mais il n'a pas été possible de localiser avec certitude cette substance sur les sections ultra-fines.

lets tirent leur substance de la paroi spéciale.

Dépôts sur la paroi squelettique (concomitants de la formation de l'exospore). Au cours de la formation de l'exospore d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis*, des substances se déposent en plus ou moins grande quantité sur la surface interne de la paroi squelettique limitant la cavité sporangiale. Ces dépôts sont particulièrement importants -en général- sur les diverticules de la paroi squelettique (voir plus haut "Organisation générale du tapis") qui s'enfoncent dans le plasmode.

Chez *Oph. vulgatum*, l'apport de substance sur la paroi squelettique commence avant la fin de la mise en place du pli proximal (Pl.6, fig.4). Il se poursuit au cours de l'édification de la couche moyenne de l'exospore (Pl.8, fig.2); les matériaux qui s'accumulent sur la paroi présentent souvent, à ce moment une texture poreuse qui deviendra plus compacte par la suite. Lors de la formation de la couche externe de l'exospore, de nouveaux matériaux distincts des précédents et paraissant parfois hétérogènes constituent des massifs noduleux épars sur les dépôts antérieurs (Pl.9, fig.2).

Dans les sporanges d'*Os. regalis*, le dépôt de substance sur la paroi squelettique bordant le tapis est pratiquement nul jusqu'à la fin de la formation de la couche moyenne de l'exospore (Pl.23, fig.3). Mais dès le commencement de l'édification de la couche externe de l'exospore, on trouve çà et là sur la paroi squelettique de petits massifs isolés (Pl.23, fig.8) qui se développent et constituent des amas noduleux plus ou moins volumineux (Pl.24, fig.2). Ces formations sont moins abondantes que chez *Oph. vulgatum* ; elles semblent constituées d'un matériel homogène.

Je n'ai jamais observé de dépôts analogues sur la paroi squelettique interne des sporanges de *B. spicant*.

Ces substances qui s'accumulent sur la paroi squelettique bordant le tapis sont sans aucun doute élaborées par ce dernier. Elles sont probablement très proches de celles qui se déposent simultanément sur l'exospore en formation : chez *Oph. vulgatum* où leur mise en place s'échelonne sur une longue période, leur nature et celle des constituants de l'exospore semblent changer en même

temps ; elles ne présentent pas, par contre, de variations nettes de constitution dans le cas d'*Os. regalis*, espèce chez laquelle elles se déposent seulement au cours de la formation de la couche externe de l'exospore.

Ces formations conservent souvent une texture plus ou moins poreuse ; leur contraste spontané, leurs réactions aux colorants sont plus ou moins différents de ceux des substances constituant les régions externes des exospores normales. Leur aspect rappelle plus ou moins celui des exospores de spores avortées...

Globules libres. Chez de nombreuses espèces, on trouve à l'intérieur de la cavité des sporanges en voie de maturation des corps sphériques de taille variable (0,1 - 0,5 µ de diamètre), isolés ou assemblés en massifs noduleux. Il semble tantôt que ces "globules" sont élaborés par le tapis peu avant sa désorganisation, tantôt qu'il s'agit d'inclusions lipidiques du tapis libérées (après modification de leur nature chimique?) par la désagrégation du cytoplasme.

Dans certains cas (*Os. regalis*, *B. spicant* par exemple), ces globules restent, dans leur quasi-totalité, indépendants des spores. Dans d'autres cas, ils sont emprisonnés en plus ou moins grand nombre dans la périspore (*Dennstaedtia bipinnata*, *Pteris longifolia*, etc).

Ces globules présentent sur les sections ultra-fines des réactions analogues à celles de l'exospore externe. Ils sont peut-être à rapprocher des "corps d'Ubisch" des anthères des végétaux supérieurs ; des recherches actuellement en cours devraient permettre de connaître leur origine et leur valeur exactes.

Formations de nature périsporale. Au cours des dernières phases de la sporogenèse, des formations, indépendantes des périspores proprement-dites mais présentant une structure identique, s'organisent en divers points des cavités sporangiales d'*Os. regalis* et de *B. spicant*. Je n'ai pas pu vérifier si le même phénomène se produit chez *Oph. vulgatum*.

Dans les sporanges mûrs d'*Os. regalis*, les massifs noduleux formés précédemment sur la paroi squelettique sont recouverts par

une couche fine analogue à la couche périsporale continue des spores (Pl.24, fig.6). les globules libres portent en outre des faisceaux d'éléments semblables à ceux qui constituent les épines érigées sur les sommets des protubérances de l'exospore (Pl.24, fig.7).

Chez *B. spicant*, des écailles identiques à celles qui recouvrent l'exospore s'organisent (peut-être avec quelque retard) à la périphérie des globules libres (Pl.35, fig.6). Par la suite, des feuillets en tous points semblables aux feuillets de la périspore externe s'édifient au voisinage de ces globules (Pl.37, fig.2). On peut remarquer que lorsque les globules sont situés à proximité de la paroi squelettique limitant la cavité sporangiale, il ne se forme jamais de feuillets entre les globules et cette paroi.

C. Commentaires.

Plusieurs des conclusions qui se dégagent de ces observations peuvent être considérées comme certaines. Mais, sur divers points, les déductions que l'on peut en retirer restent du domaine de l'hypothèse : l'étude complète de problèmes tels que ceux qui sont abordés ici demande, pour être menée à bien, l'exploitation de techniques plus diversifiées que celles utilisées au cours de cette étude.

Sur les modalités de la formation de l'exospore. L'organisation de l'exospore interne et la mise en place du pli proximal sont dirigées par le cytoplasme tétrasporal. L'étude des tétraspores de *B. spicant* ayant avorté précocement le confirme.

Tout laisse supposer que l'ensemble de l'infrastructure feuilletée de l'exospore est formé de substances élaborées par les tétraspores. En effet, d'une part les membranes qui servent d'armature aux feuillets semblent s'édifier à partir des matériaux fibrillo-granulaires de la paroi spéciale ; or ce sont, selon toute apparence, les ampoules golgiennes des tétraspores qui ont véhiculé ces matériaux vers la surface tétrasporale. D'autre part, la substance qui se dépose par la suite sur la face profonde de ces membranes est

certainement d'origine tétrasporale, à en juger en particulier d'après les phénomènes d'épaississement du feuillet profond, proche du plasmalemme, des tétraspores normales ou aberrantes.

Les substances qui s'accumulent sur l'infrastructure feuilletée et constituent soit l'exospore externe (*B. spicant*), soit le matériel de comblement de la couche alvéolée et l'exospore externe (les deux autres espèces), proviennent du tapis et non des tétraspores. Cette assertion s'appuie sur plusieurs constatations : l'édification des parties externes de l'exospore n'est pas inhibée par l'avortement du cytoplasme sporal ; les substances -certainement peu différentes du matériel exosporal- qui se déposent sur la paroi squelettique limitant la cavité sporangiale et celles qui constituent les globules libres sont sans aucun doute issues du tapis.

En 1966, j'avais supposé que l'argent "marquait" un précurseur des substances composant l'exospore externe de *B. spicant*. Il faut admettre que les constituants de cette partie de l'exospore ont une origine différente et que leur dépôt sur l'exospore interne n'est pas soumis à l'intervention des cellules sporales. La substance sur laquelle se fixe l'argent -substance qui est élaborée par les tétraspores et qui migre vers l'exospore externe à travers l'exospore interne- est vraisemblablement un agent (je l'appellerai "catalyseur" au sens large du terme) qui régit les transformations de maturation de matériaux déjà en place. L'hypothèse de la production de tels catalyseurs par les cellules sporales est confirmée par l'étude des spores dont le cytoplasme a avorté tardivement : si les parties externes de l'exospore se sont édifiées sur l'infrastructure préétablie, leur maturation est manifestement perturbée ; cette anomalie est de toute évidence liée au fonctionnement anormal du cytoplasme sporal. On notera en outre que les matériaux qui se sont accumulés sur les parois squelettiques limitant les cavités sporangiales ont un aspect assez comparable à celui des exospores externes des spores avortées...

Sur les modalités de la formation de la périspore. La périspore se constitue certainement à partir des matériaux provenant de la

désorganisation du tapis. Chez aucune des espèces étudiées -et vraisemblablement chez aucune Filicinée isosporée- elle ne tire sa substance de la paroi spéciale : cette dernière est toujours disparue bien avant l'édification de la périspore.

La formation de la périspore n'est pas subordonnée à l'activité des cellules sporales (à moins qu'elle dépende d'enzymes d'origine sporale émises dans la cavité sporangiale...) : chez *Os. regalis* et *B. spicant*, des éléments exactement structurés comme ceux qui constituent les périspores de ces espèces s'organisent sur les globules libres et sur les substances accumulées contre la paroi squelettique limitant la cavité sporangiale.

Mais il existe certainement une corrélation entre la nature des constituants de l'exospore et la genèse de la périspore : les fragments de périspore isolés ne s'édifient pas en n'importe quel point de la cavité du sporange, mais seulement, en règle très générale, à proximité de corps formés de substances analogues à celles qui composent l'exospore.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

CHAPITRE VI

SYNTHESE ET CONCLUSIONS

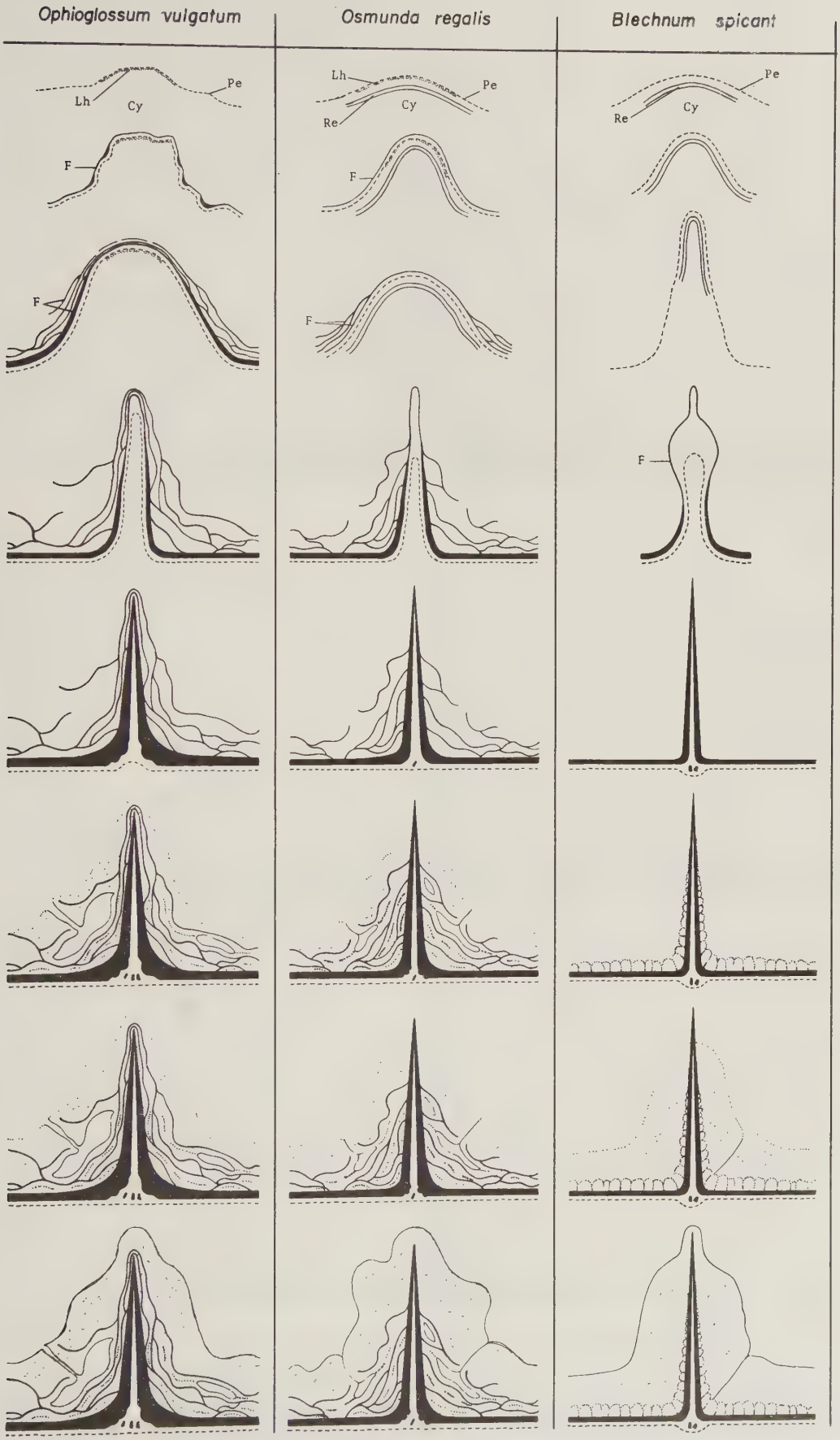
Le microscope électronique m'a permis de mettre en évidence la structure fine, ignorée jusqu'ici, des parois des spores des Filicinées isosporées. Il m'a permis également d'étudier les étapes de la genèse de ces parois ; j'ai pu ainsi élucider, en partie du moins, le processus de la formation des diverses parois sporales et, de ce fait, parvenir à une interprétation correcte des structures observées dans les spores mûres, ce qui eut été difficile sinon impossible sans l'aide des indications fournies par l'étude morphogénétique.

Par ailleurs, j'ai pu établir deux faits qui vont à l'encontre des théories généralement admises : d'une part, toutes les spores mûres de Filicinées isosporées qui ont été étudiées possèdent une périspore ; d'autre part, ces spores sont, par contre, dépourvues d'endospore, cette paroi se formant seulement au cours de la germination sporale.

La première partie de ce chapitre sera consacrée à la synthèse des renseignements dont nous disposons maintenant, tant sur la genèse que sur la structure des parois sporales des Filicinées isosporées.

La seconde partie de ce chapitre sera réservée à des commentaires d'un ordre plus général, qui conduiront en dernier lieu à envisager l'orientation devant être donnée aux recherches à venir.

Fig. de texte 1 (page 195) : Tableau synoptique de la morphogenèse de l'aperture chez *Oph. vulgatum*, *Os. regalis*, *B. spicant*. - Cy: cytoplasme tétrasporal; F: feuillets de l'infrastructure; Lh: liseré hyaloplasmique; Pe: plasmalemme; Re: élément du reticulum endoplasmique.



Tétraspores après la cytocinèse des cellules-mères des spores.

Début de la formation de la crête cytoplasmique proximale.

Développement de la crête cytoplasmique proximale.

Retrait du cytoplasme de la crête et mise en place progressive du pli proximal.

Pli proximal en place; formation de l'infrastructure feuilletée terminée.

Premiers dépôts sur l'infrastructure feuilletée.

Epaississement de l'exospore externe.

Exospore mûre.

P R E M I E R E P A R T I E

L'EXOSPORE.

(La figure de texte 1 (page 195) est un tableau synoptique de la morphogenèse exosporale dans la zone aperturale chez les trois espèces étudiées. La figure de texte 2 (page 197) montre la structure du bourrelet apertural et de l'exospore "hors aperture" des trois principaux types d'organisation de l'exospore mûre chez les Filicinées isosporées.).

L'exospore est la principale des parois sporales. Elle possède une aperture qui forme un bourrelet plus ou moins proéminent sur la face proximale des spores.

Le développement de l'exospore est légèrement plus précoce sur la face proximale des tétraspores que sur leur face distale (ce fait est plus ou moins marqué suivant les espèces) ; il semble que chaque phénomène de la morphogenèse exosporale se déclenche dans la zone polaire proximale, à partir de laquelle il se propage vers l'équateur des tétraspores pour atteindre en dernier lieu le pôle distal.

L'exospore s'organise de l'intérieur vers l'extérieur. Il y a, dans un premier temps, élaboration d'une infrastructure plus ou moins complexe formée de feuillets et, simultanément, mise en forme de cette infrastructure : la synchronisation de ces deux phénomènes a pour résultat final l'établissement d'un édifice clos, présentant dans la région aperturale une organisation particulière dont les caractéristiques ne varieront plus par la suite. Dans un second temps, des matériaux sans structure propre s'accumulent sur l'édifice préétabli et constituent les parties plus superficielles de la paroi.

Tant au point de vue des modalités de sa formation que de la structure qui en résulte, la région aperturale de l'exospore constitue sans aucun doute la partie la plus caractéristique de la paroi. Elle présente toujours, en plus des différentes particularités du type d'exospore considéré, un certain nombre de caractères morphogé-

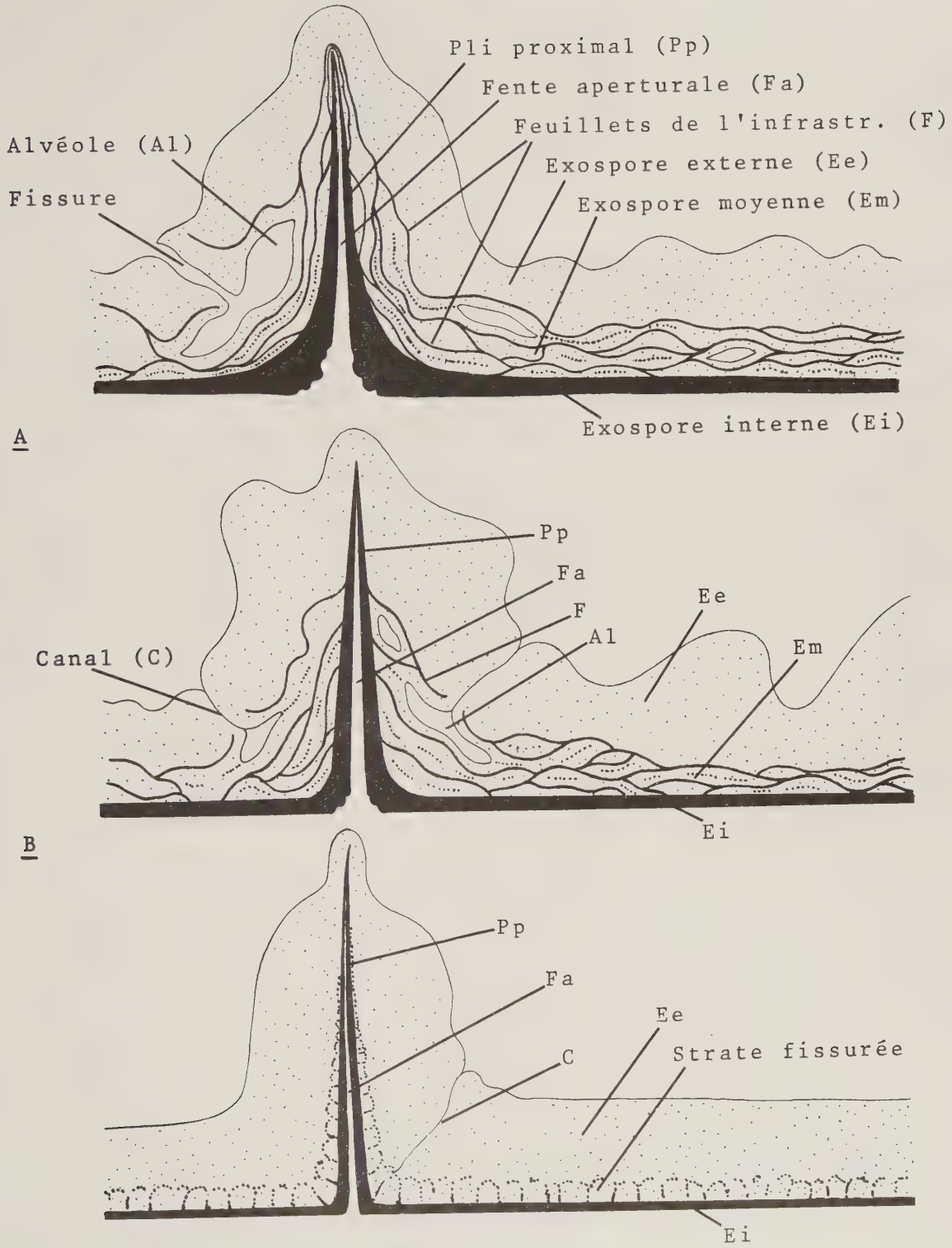


Fig. de texte 2 : Structure du bourrelet apertural et de l'exospore "hors aperture" (droite de la figure) chez : A : *Oph. vulgatum* ; B : *Os. regalis* ; C : *B. spicant.*

nétiques et architecturaux qui lui sont propres. Aussi, avant même de dresser un tableau général de la genèse et de la structure de l'exospore, il paraît nécessaire d'étudier plus spécialement l'aperture des spores des Filicinées et les modalités particulières de l'édification de son architecture.

A. L'organisation aperturale et ses origines.

L'aperture des spores des Filicinées isosporées se caractérise à la fois par sa disposition générale (triradiée ou rectiligne) et par son architecture (fente aperturale délimitée par le pli proximal).

Le premier de ces caractères est commun aux différents groupes de Ptéridophytes (') . Il est fixé bien avant le début de la formation de l'exospore. En effet, l'aperture s'édifie au niveau des arêtes de la face proximale des tétraspores. Or la conformation générale des tétraspores et l'agencement de leurs arêtes proximales dépendent directement du mode de division du cytoplasme des cellules-mères : la forme de l'aperture, trilète ou monolète (ou plus ou moins multi-radiée dans les cas aberrants), est donc déterminée dès le moment où s'organise la plaque cellulaire de la cytocinèse post-méiotique.

L'architecture aperturale des spores de Filicinées, quant à elle, présente un certain nombre de particularités qui, d'après les travaux réalisés jusqu'à ce jour, ne se trouvent jamais réunies dans les spores d'aucun autre groupe de Ptéridophytes.

Il n'existe nulle part ailleurs, semble-t-il (") , une fente aperturale limitée sur ses flancs et à son sommet par un pli étroit constitué d'un seul feuillet ou de quelques feuillets intimement

---

(') - Sauf, peut-être, chez les Equisetales : la forme de l'aperture de leurs spores est encore imparfaitement connue (Lugardon 1969).

(") - Les seules spores de Ptéridophytes actuelles dont la structure fine demeure inconnue sont les spores des Psilotales ; leur étude est actuellement en cours.

soudés entre eux (').

Ce "pli proximal" de l'exospore se met en place à un stade relativement précoce de la genèse exosporale. Il résulte de l'existence transitoire de la crête cytoplasmique proximale qui apparaît puis se résorbe pendant que la couche profonde de l'exospore s'organise à la périphérie des tétraspores.

La crête cytoplasmique se forme et évolue de façon sensiblement analogue dans le cas des spores à aperture trilète ou à aperture monolète. Elle apparaît un certain temps après la fin de la cytocinèse des cellules-mères, et devient progressivement de plus en plus haute et étroite jusqu'à atteindre la hauteur du futur pli proximal.

Dans les tétrades "tétraédriques" (*Ophioglossum, Osmunda*), elle forme une proéminence triradiée qui se développe à partir du pôle proximal, le long des trois arêtes du trièdre de la face proximale des tétraspores. Dans les tétrades "décussées" (*Blechnum*), elle constitue une saillie rectiligne qui s'étend de la même manière, de la zone polaire vers les extrémités du dièdre proximal (").

(') - Les microspores des Sélaginelles ont une structure relativement voisine (*S. spinosa* PB., *S. denticulata* (L.) Link, notes en préparation) ; mais dans leur cas, la couche qui constitue le pli proximal a une origine multi-lamellaire ; d'autre part, les deux lèvres du pli se soudent plus ou moins parfaitement l'une à l'autre sur toute leur longueur au cours de la morphogenèse exosporale.

(") - Dans le cas des spores tétraédriques, qui ont une aperture triradiée, le point de jonction des trois rayons aperturaux représente un point particulier dont l'importance fondamentale n'est pas contestée. En ce qui concerne les spores à aperture monolète, issues de tétrades décussées, la crête proximale ainsi que l'aperture qui en dérive pourraient -et, semble-t-il, devraient- être conçues comme étant "biradiées" alors qu'elles sont généralement considérées comme une formation purement linéaire sans point privilégié. L'étude de la morphogenèse des exospores montre en effet que la zone polaire proximale des tétraspores bilatérales a, en réalité, une importance analogue à celle des tétraspores tétraédriques (cela apparaît clairement, en particulier, lors de la mise en place du pli proximal chez *B. spicant*).

La formation de la crête proximale est soit contemporaine des première phases de l'élaboration de l'exospore (*Ophioglossum*, *Osmunda*), soit antérieure à la genèse des premiers éléments de la paroi (*Blechnum*) ; la synchronisation plus ou moins parfaite des deux phénomènes est en relation avec le plus ou moins grand développement de l'infrastructure de l'exospore dans les divers groupes de Filicinées : le début de l'élaboration des feuillets est d'autant plus tardif que l'infrastructure définitive de la paroi est plus simple.

Dans tous les cas, dès le moment où cette infrastructure est en grande partie constituée, la crête cytoplasmique se résorbe rapidement ; les feuillets qui se sont formés à sa périphérie se reploient alors en un pli étroit dont la disposition restera inchangée par la suite.

En dehors de sa configuration, la région aperturale de l'exospore présente diverses particularités plus ou moins remarquables. La structure de l'édifice feuilleté est très diversifiée à ce niveau. En outre, le développement des différentes couches de la paroi sur le sommet de la crête proximale et, plus tard, autour de la partie supérieure de la fente aperturale est faible et généralement plus lent qu'en tout autre point de l'exospore ; il est même, dans quelques cas, nul ou systématiquement différé, sans qu'il ait été possible de définir quels sont les facteurs qui déterminent ces modalités particulières de la morphogenèse.

B. L'infrastructure feuilletée de l'exospore.

Si l'édification de cette infrastructure commence plus ou moins précocement au cours de la formation de la crête cytoplasmique, elle est toujours achevée lorsque la mise en place du pli proximal se termine.

Cette infrastructure feuilletée constitue dans tous les cas la couche profonde de l'exospore (exospore interne) ; quand elle comprend plusieurs feuillets superposés, le ou les feuillets superficiels forment l'armature de l'exospore moyenne.

1 - Elaboration des feuillets de l'infrastructure.

Les feuillets se constituent de façon sensiblement analogue dans les divers groupes de Filicinées. Le processus de leur élaboration se décompose en trois phases successives :
- formation, à proximité du plasmalemme tétrasporal, de fragments de "membranes" constituées de deux "pellicules" (parfois d'une seule) ;
- extension de ces éléments membranaires qui se raccordent l'un à l'autre par jonction -généralement- de l'une de leurs extrémités à la face interne d'un autre élément dont l'extrémité libre peut ainsi, le cas échéant, continuer à se développer ;
- transformation des membranes en "feuillets", par épaississement dû a un apport de substance sur leur face profonde ; cet épaississement s'accompagne de la disparition à peu près totale de la structure initiale des membranes, de telle sorte que les feuillets paraissent en général dépourvus de structure propre.

Remarque.

Les membranes qui sont à l'origine des feuillets de l'infrastructure ne présentent pas des caractères absolument identiques chez les trois espèces étudiées.

Chez *Oph. vulgatum* (Fig. de texte 3,A), les membranes sont constituées de façon générale par deux pellicules d'aspect différent : la pellicule externe semble formée de fibrilles et de granules juxtaposés, et a des limites (sa limite externe en particulier) imprécises ; la pellicule interne (80 Å environ), mieux définie, présente une structure tripartite.

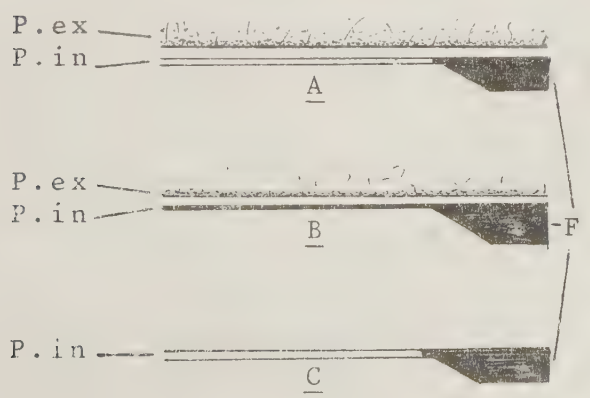


Fig. de texte 3. Organisation des membranes qui sont à l'origine des feuillets de l'exospore.
A : chez *Oph. vulgatum* ;
B : chez *Os. regalis* ;
C : chez *B. spicant.*
F : feuillets ;
P.ex : pellicule externe ;
P.in : pellicule interne.

Chez *Os. regalis* (Fig. de texte 3,B), les membranes ont une organisation analogue, à ceci près que l'épaisseur de l'ensemble est plus faible, et que la pellicule interne paraît généralement simple.

Chez *B. spicant* (Fig. de texte 3,C), on trouve deux "pellicules" très fines, toutes deux bien définies, séparées par un espace clair ; cet ensemble a une épaisseur totale de 90 - 100 Å.

L'épaississement entraînant la transformation des membranes en feuillets (côté droit de la Fig. de texte 3), provoque l'oblitération de l'espace médian de la pellicule interne d'*Oph. vulgatum*, ainsi que celle de l'intervalle séparant les deux pellicules chez *B. spicant*. Par contre, les pellicules externes d'*Oph. vulgatum* et d'*Os. regalis* restent distinctes du feuillet proprement-dit avant de se désagréger progressivement.

L'ensemble de ces observations, résumé schématiquement sur la Fig. de texte 3, permet de conclure que :
- seule la pellicule interne participe directement à l'édification des feuillets ;
- l'ensemble que j'ai décrit chez *B. spicant* sous le vocable de "deux pellicules parallèles" correspond, très certainement, à la seule pellicule interne des deux autres espèces ;
- cette pellicule a une épaisseur qui varie dans des proportions relativement importantes d'une espèce à l'autre.

2 - Extension de l'édifice feuilleté.

Du fait de leur mode de jonction, les éléments membranaires -et par conséquent les feuillets qui en dérivent- peuvent s'étendre en se superposant les uns au-dessus des autres, et constituer ainsi un édifice très complexe. (L'hypothèse selon laquelle de nouveaux éléments membranaires, indépendants des éléments initiaux différenciés au voisinage du plasmalemme, s'organiseraient au cours de la formation de cet édifice ne peut-être totalement écartée ; elle paraît toutefois peu plausible).

L'édifice feuilleté ainsi formé est plus ou moins compliqué d'une espèce à l'autre ou, plus exactement, d'un groupe à l'autre

des Filicinées ; il présente en outre, dans chacun de ces groupes, une organisation particulière au niveau de la partie supérieure de la fente aperturale (Fig. de texte 4, page suivante).

D'après les spores étudiées, l'édifice feuilleté est très développé chez les Ophioglossales, relativement réduit chez les Marattiales ; chez ces diverses Eusporangiées, le sommet de la fente aperturale est recouverte par un nombre variable (au moins égal à deux) de feuillets fins et étroitement serrés les uns contre les autres.

Chez *Os. regalis* et les *Leptopteris* étudiées, l'infrastructure est constituée par un nombre plus ou moins élevé de feuillets, sauf au niveau de la partie supérieure de l'aperture où elle est réduite à un seul feuillet.

Chez *B. spicant* et la plupart des Filicales, les éléments membranaires initiaux, bien que tendant à se chevaucher comme chez les autres espèces étudiées, se développent très peu au-delà des points de raccordement : il y a de ce fait, dans ce groupe, simplification extrême de l'infrastructure qui se trouve réduite à un seul feuillet continu autour des tétraspores.

Les deux Gleichéniacées étudiées présentent une particularité remarquable : à en juger d'après les exospores mûres, plusieurs feuillets superposés se sont formés au niveau de leur face proximale, alors qu'il ne s'est organisé qu'un seul feuillet sur leur face distale.

3 - Exospore interne et armature de l'exospore moyenne.

Au cours de la phase d'épaississement des feuillets, l'apport de substance sur la face interne du feuillet jouxtant le plasmalemme tétrasporal est particulièrement important (spécialement chez les Ophioglossales) ; par ailleurs, les feuillets les plus profonds -quand il y a plusieurs feuillets superposés- se fondent en une couche compacte.

En fonction de sa plus ou moins grande complexité, l'infrastructure de l'exospore présente donc deux types d'organisation différents :

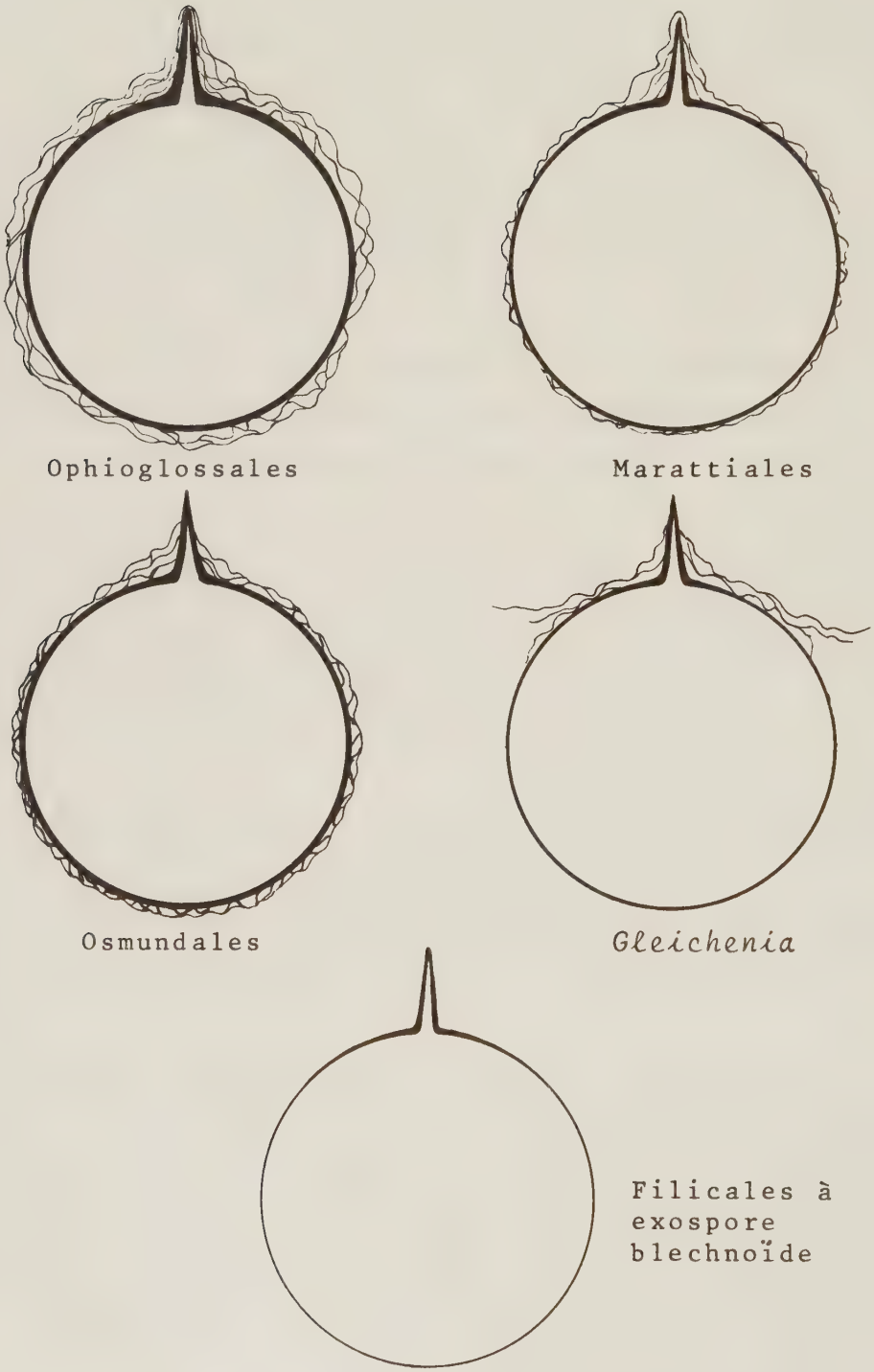


Fig. de texte 4 : Les différents agencements de l'infrastructure feuilletée chez les Filicinées isosporées (d'après les spores des espèces décrites dans ce mémoire).

- ou bien il y a une couche profonde plus ou moins épaisse, constituée en réalité de plusieurs feuillets agglutinés, recouverte par un édifice alvéolé formé de un ou plusieurs feuillets superficiels anastomosés entre eux et avec la couche sous-jacente ;
- ou bien il y a seulement une couche "profonde" relativement fine, formée d'un unique feuillet et non recouverte par des feuillets superficiels.

Dans les deux cas, la couche profonde constitue ce que j'ai appelé l'"exospore interne". Quel que soit son mode de formation, cette partie de la paroi présente, dans les spores mûres, un certain nombre de caractères constants :
- Elle est parfaitement continue autour du contenu sporal dans toutes les spores de Filicinées isosporées, sans exception.
- Elle est plus épaisse sur la face proximale des spores -en particulier près de la base de la fente aperturale- que sur leur face distale.
- Au niveau de l'aperture, elle constitue le pli proximal qui délimite la fente aperturale ; elle s'amincit notablement dans la partie supérieure du pli proximal (où elle est, suivant les cas, formée de un ou de plusieurs feuillets), mais bien que son épaisseur soit parfois -Filicales en particulier- très faible au sommet du pli, elle ne présente jamais d'interruption à ce niveau.
- Elle est parfaitement compacte : contrairement aux couches plus superficielles, elle n'est ni creusée de cavités, ni traversée de perforations décelables aux grandissements usuels du microscope électronique.

L'édifice alvéolé formé par les feuillets superficiels des infrastructures complexes constitue l'armature de l'"exospore moyenne" : ces feuillets vont servir de support aux dépôts qui se produisent au début de la seconde période de la genèse exosporale.

L'exospore moyenne n'existe pas chez toutes les Filicinées, contrairement à l'exospore interne. Elle manque chez les Filicales (Gleichéniacées non comprises ; une incertitude subsiste en ce qui concerne les spores de familles telles que les Hyménophyllacées, non étudiées). En outre, lorsque elle est présente, elle est plus

ou moins développée et parfois incomplète (voir le tableau récapitulatif ci-dessous).

	Exospore moyenne :	
	à la périphérie des spores :	au niveau de l'aperture :
Ophioglossales	développée, continue	réduite mais continue au-dessus du pli proximal
Marattiales	réduite, continue	très réduite mais continue au-dessus du pli proximal
Osmundales	développée, continue	ne recouvre pas le sommet du pli proximal
Gleichéniacées	réduite; ne recouvre pas la face distale	ne recouvre pas le sommet du pli proximal (caractère absolu ?)
Filicales (moins Gleich.)	absente	

Figure de texte 5. Tableau récapitulatif des différentes conformations de l'exospore moyenne chez les Filicinées isosporées (d'après les spores des espèces décrites dans ce mémoire).

4 - Origine des substances constituant l'infrastructure feuilletée de l'exospore.

Les feuillets sont vraisemblablement formés, en partie ou en totalité, à partir des substances fibrillo-granulaires qui, sur les sections ultra-fines, constituent la trame de la paroi spéciale. Or ces substances ont elles-mêmes, très certainement, été élaborées par les tétraspores ; de plus, il est à peu près hors de doute que les matériaux qui s'accumulent pendant un temps plus ou moins long sur la face interne du feuillet profond proche du plasmalemme proviennent directement du cytoplasme des tétraspores.

On peut donc estimer que, selon toute probabilité, l'infrastructure feuilletée de l'exospore est formée, en grande partie sinon entièrement, de substances fournies par les cellules tétrasporales.

C. Les régions moyennes et externes de l'exospore.

Les modalités de la genèse de l'exospore changent complètement après la fin de la mise en place du pli proximal. Alors que l'infrastructure feuilletée cesse définitivement de se développer, des substances apparemment différentes de celles qui ont constitué les feuillets viennent s'accumuler sur l'édifice préétabli.

Ces substances se déposent toujours à l'extérieur de l'exospore interne déjà formée ; elles se superposent en strates plus ou moins régulières et plus ou moins distinctes les unes des autres jusqu'à ce que l'exospore ait atteint son complet développement.

Le mode de dépôt de ces substances varie quelque peu d'un groupe de Filicinées à l'autre, mais il a dans tous les cas un double résultat :
- création, au sein de la paroi, d'un réseau de cavités en relation avec le milieu externe ;
- édification de l'ornementation superficielle de l'exospore.

1 - Elaboration des parties moyennes et externes de l'exospore.

a) Comblement (partiel) de l'édifice alvéolé. Lorsque l'infrastructure feuilletée est plus ou moins complexe et qu'il existe de ce fait un édifice alvéolé au-dessus de l'exospore interne, les premiers apports de substance se répartissent sur les diverses faces des feuillets de la couche alvéolée. Les alvéoles de petite taille sont presque complètement comblés, tandis que les dimensions des alvéoles plus volumineux sont notablement réduites. Le contenu initial de ces alvéoles, constitué de fibrilles et de granules plus ou moins abondants, ne se modifie pas au cours de ce dépôt, mais il est plus ou moins comprimé dans les cavités résiduelles.

Chez les Eusporangiées et *Osmunda*, le dépôt est régulier et uniforme sur les diverses faces des feuillets, de telle sorte que les alvéoles résiduels occupent la région médiane des cavités

initiales. Dans les spores mûres de *Leptopteris*, ces alvéoles se trouvent au centre d'un ensemble de fissures rayonnantes qui s'étendent jusqu'aux feuillets : il est probable que, chez ces espèces, le dépôt se répartit en amas disjoints (suivant un processus quelque peu analogue au mode de formation de la strate fissurée des Filicales). Chez *Gleichenia*, les alvéoles des spores mûres -groupés sur la face proximale puisque la couche alvéolée ne s'est développée que sur cette face- présentent la particularité d'être placés à proximité de la face profonde des feuillets : la substance de comblement s'est donc déposée essentiellement sur la face externe des feuillets, au lieu de se répartir uniformément sur leurs diverses faces.

b) *Premiers dépôts sur la couche interne des Filicales.*

Quand l'exospore est dépourvue de couche alvéolée en raison de la réduction de l'infrastructure à un seul feuillet, les premiers dépôts se répartissent d'une façon très particulière sur l'exospore interne. Ils constituent un grand nombre de mamelons isolés qui se transforment progressivement en éléments allongés juxtaposés, entre lesquels sont emprisonnés en plus ou moins grande quantité des granules et des fibrilles de nature différente.

L'ensemble de ces éléments constitue ce que j'ai nommé la "strate fissurée" des exospores "blechnoïdes". Du fait même de son mode de formation, cette strate est caractérisée par la présence d'une infinité de très petites fissures et de fins canalicules remplis de matériel fibrillo-granulaire. Il y a donc, à proximité de la couche interne des exospores blechnoïdes, un réseau ténu mais très dense de cavités.

La strate fissurée se forme seulement dans les spores de Filicinées entièrement dépourvues de couche alvéolée : elle n'existe pas sur la face distale des spores de *Gleichenia*, bien que l'organisation de l'infrastructure feuilletée soit, à ce niveau, très comparable à celle de l'infrastructure des exospores blechnoïdes.

c) *Formation des parties superficielles de l'exospore.* Après le comblement partiel de la couche alvéolée ou l'édification de la strate fissurée, la surface externe des formations déjà en place est

recouverte par de nouveaux dépôts. La répartition de ces dépôts, uniforme dans le cas des exospores dont la surface est lisse ou peu accidentée à maturité, se fait suivant des modalités relativement variées chez les espèces possédant une exospore "ornementée".

Chez *Oph. vulgatum*, les différentes strates qui s'accumulent sur la couche alvéolée ont une épaisseur variable suivant les points : la formation des protubérances se réalise donc progressivement chez cette espèce (toutefois, les parties épaisses des différentes strates ne se superposent pas exactement).

Dans le cas d'*Os. regalis*, les protubérances de l'ornementation se constituent tardivement, au cours de la formation de la strate la plus superficielle.

Chez certaines Filicales, les dénivellations superficielles apparaissent vers la fin de la genèse de l'exospore. Dans d'autres cas (*Polypodium serratum* par exemple), les éléments de l'ornementation se dessinent dès les premiers apports de substance sur la strate fissurée, tandis que les derniers dépôts se répartissent uniformément sur le modelé déjà formé. Enfin, lorsque l'ornementation est particulièrement développée (*Anemia phyllitidis*), il semble, d'après l'observation de quelques rares spores immatures, que cette ornementation s'édifie progressivement durant toute la phase d'élaboration de la partie externe de l'exospore.

Bien qu'elle soit massive et astructurée dans son ensemble, la partie superficielle de l'exospore présente toujours un certain nombre de perforations en relation avec les cavités de la couche alvéolée ou de la strate fissurée. Ces perforations ont deux origines différentes.

Certaines proviennent de l'existence d'interruptions relativement larges des feuillets superficiels de l'infrastructure : les dépôts successifs se moulent sur les feuillets sans oblitérer complètement ces orifices. On peut ainsi observer à proximité de l'aperture des *Ophioglossum* des fissures plus ou moins béantes s'ouvrant sur les alvéoles sous-jacents ; des fissures de même type, quoique beaucoup plus étroites, existent également dans la région aperturale des spores d'*Os. regalis*.

Le plus souvent, ces perforations se réduisent à des canaux cylindriques dont le diamètre dépasse rarement quelques centaines d'Angstroems. Certains de ces canaux ont un mode de formation identique à celui des fissures. La plupart d'entre eux ont une origine différente : ils sont dus à la présence de sortes de cordons fibrillaires en continuité avec le contenu des alvéoles ou avec celui des cavités de la strate fissurée ; ces cordons sont progressivement enrobés dans les dépôts formant la partie superficielle de la paroi qui se trouve ainsi, spontanément, perforée sur toute son épaisseur.

d) Modalités particulières de l'édification du bourrelet apertural. De part et d'autre de la partie inférieure du pli proximal, le comblement de la couche alvéolée ou, chez les Filicales, la formation de la strate fissurée ne présentent pas de particularités notables ; il en est de même des dépôts ultérieurs. Mais étant donné la disposition de l'infrastructure de l'exospore à ce niveau, les apports successifs de substances aboutissent à la constitution d'un bourrelet massif autour du pli proximal.

Par contre, le pourtour de la partie supérieure du pli est le siège de phénomènes particuliers, plus ou moins différents chez les diverses espèces étudiées.

Dans le cas d'*Oph. vulgatum* -chez qui le sommet du pli est recouvert par quelques feuillets de la couche alvéolée- cette partie de l'exospore se distingue seulement par le fait que les différents dépôts sont moins importants à ce niveau qu'en tout autre point de la paroi. En somme, chez cette espèce, et probablement chez toutes les Eusporangiées, la région supérieure de l'édifice apertural se caractérise essentiellement par un moindre développement des différentes couches de l'exospore.

Chez *Os. regalis*, où le sommet du pli proximal est formé d'un seul feuillet non recouvert par des feuillets de la couche alvéolée, aucun apport de substance ne se produit sur le sommet du pli pendant toute la phase de dépôt au niveau des feuillets de l'édifice alvéolé. Les dépôts ultérieurs eux-mêmes ne se moulent pas sur le pli. Celui-ci est progressivement submergé par les substances qui s'accumulent sur le bourrelet ; c'est seulement au cours des toutes dernières

phases de la genèse exosporale que la partie encore nue du pli est recouverte par une faible épaisseur de substance.

Chez *B. spicant* et l'ensemble des Filicales à exospore blechnoïde, la strate fissurée, continue par ailleurs, s'interrompt à une certaine distance du sommet du pli. Les dépôts ultérieurs se produisent uniquement sur cette strate, et seuls les ultimes apports de substance se répartissent uniformément sur l'ensemble de l'exospore et le sommet du pli.

Donc, dans tous les cas où le sommet du pli proximal n'est pas recouvert par des feuillets de la couche alvéolée (Osmundales, Filicales), la formation de la couche externe de l'exospore à son niveau est différée jusqu'aux derniers stades de la genèse exosporale.

2 - Exospore moyenne et exospore externe.

L'exospore moyenne est, comme l'exospore interne, plus épaisse sur la face proximale des spores, en particulier de part et d'autre de la partie inférieure du pli proximal.

Cette couche est formée à la fois de feuillets appartenant à l'infrastructure de la paroi et de substances très proches, à tous points de vue, de celles qui constituent l'exospore externe. Cette organisation, évidente lorsque on étudie la morphogenèse de l'exospore, n'apparaît pas toujours sur les sections ultra-fines de spores mûres.

Du fait même de son mode de formation, l'exospore moyenne est creusée d'alvéoles de taille variable qui, quant à eux, sont toujours visibles sur les sections.

La réduction de l'infrastructure feuilletée à un seul feuillet constituant l'exospore interne entraîne l'absence d'exospore moyenne -et d'alvéoles- dans les exospores blechnoïdes. De ce fait, dans ce type de paroi, l'exospore externe repose directement sur l'exospore interne.

Qu'il y ait ou non une exospore moyenne, l'exospore externe recouvre complètement les couches sous-jacentes. Elle représente une partie importante de l'épaisseur de la paroi (la presque totalité de cette épaisseur chez les Filicales), et constitue l'ornementation

spécifique de l'exospore.

Elle présente dans tous les cas un amincissement très net au-dessus de l'aperture. Sauf chez les Eusporangiées, elle recouvre directement le sommet du pli proximal, et forme souvent avec celui-ci une étroite "arête sus-aperturale" plus ou moins marquée.

L'exospore externe est traversée par des fissures et des canaux diversement répartis d'une espèce à l'autre. En outre, elle présente dans sa partie profonde, chez les Filicales à exospore blechnoïde, un système de cavités qui doit être rapproché de l'appareil alvéolé de l'exospore moyenne des autres Filicinées.

Le réseau de cavités de l'exospore. Chez les Filicinées possédant une exospore moyenne, cette couche renferme à maturité un certain nombre d'alvéoles résultant, comme on l'a vu, du comblement imparfait des espaces délimités par les feuillets superficiels de l'infrastructure. Certains de ces alvéoles se présentent sous la forme d'excavations relativement grandes, partiellement occupées par des granules et des fibrilles ; beaucoup ont des dimensions plus faibles et sont entièrement remplis d'un matériel granulo-fibrillaire identique au contenu des alvéoles de grande taille.

Dans les exospores blechnoïdes, on trouve au niveau de la strate fissurée un ensemble de canalicules et de fissures très fines occupés également par des fibrilles et des granules. Ces perforations de la partie profonde de l'exospore externe sont dues au mode de formation particulier de la strate fissurée.

Bien que les alvéoles de l'exospore moyenne et les petites cavités de la strate fissurée aient une origine très différente, les uns et les autres présentent de nombreuses analogies :

- Ils se situent dans tous les cas à proximité de l'exospore interne.
- Ils constituent un réseau continu qui s'étend sur les différentes faces des spores (exception faite pour *Gleichenia* chez qui toutes les cavités sont groupées sur la face proximale). Ce réseau est particulièrement développé de part et d'autre de la base du pli proximal, mais il s'interrompt plus ou moins haut en-dessous du sommet de celui-ci (sauf au voisinage des extrémités des rayons

aperturaux, dans une zone présentant une structure intermédiaire entre celle de la paroi "hors aperture" et celle de l'aperture).
- Ils sont en relation avec le milieu extra-exosporal grâce aux fissures et canaux -fréquemment groupés à proximité de l'aperture- qui traversent l'exospore externe.
- Ils sont en grande partie, sinon en totalité, comblés par un matériel fibrillo-granulaire différent des substances constituant la paroi proprement-dite.

Il semble que l'existence d'un réseau de cavités dans la partie profonde de l'exospore soit une nécessité : il est curieux de constater comment, dans les exospores blechnoïdes, l'absence d'alvéoles du fait de la simplification extrême de l'infrastructure a été en quelque sorte "compensée" par un artifice de construction (élaboration de la strate fissurée) de la partie profonde de l'exospore externe.

On peut supposer que ce réseau a pour rôle de faciliter des échanges (de gaz, d'eau...) entre la cellule sporale et l'extérieur, échanges qui doivent -vraisemblablement- être particulièrement importants au cours de deux périodes : d'une part la période de maturation sporale, qui s'accompagne certainement d'une deshydratation plus ou moins forte du contenu sporal ; d'autre part, celle durant laquelle se déclenchent les phénomènes de la germination.

L'ornementation de l'exospore. La conformation superficielle de l'exospore constitue un caractère spécifique qui est -à juste titre- souvent exploité dans les études systématiques.

Dans quelques cas, rares et très limités dans l'espace (zone péri-aperturale des Ophioglossales, région équatoriale des *Gleichenia*), la disposition des feuillets superficiels de l'infrastructure a une incidence sur la morphologie externe de l'exospore. A ces exceptions près, l'ornementation de l'exospore dépend uniquement de la répartition des matériaux constituant l'exospore externe ; elle est absolument indépendante de la configuration de l'exospore moyenne ou de celle de la strate fissurée.

Quelles que soient les modalités de l'édification de l'exospore

externe, rien n'a permis jusqu'ici de déterminer quels sont les facteurs qui régissent l'apparition et l'agencement des éléments de l'ornementation. La présence, dans la partie externe de la paroi, de structures microfibrillaires ou lamellaires (analogues à celles qui ont été décrites par Rowley, 1966, dans l'exine de certains pollens d'Angiospermes) susceptibles d'induire la formation d'éléments ornementaux n'a jamais été observée. Pas plus que l'existence, dans les loges tétradiques ou dans le tapis environnant, d'organisations particulières pouvant être soupçonnées d'avoir une influence sur la répartition des matériaux qui se déposent sur la paroi en formation...

3 - Origine des substances recouvrant l'infrastructure feuilletée.

D'après l'ensemble des observations réalisées, on doit admettre que les matériaux qui s'accumulent sur l'infrastructure feuilletée des Filicinées sont élaborés par le tapis. Il est cependant quasi certain que le protoplasme tétrasporal produit de petites quantités de substances qui migrent vers les parties externes de l'exospore à travers l'infrastructure. Ces "catalyseurs" ont très vraisemblablement pour rôle de diriger les transformations de maturation des matériaux d'origine extrasporale.

La provenance exacte des granules et fibrilles occupant les cavités de l'exospore est mal déterminée. Il s'agit sans doute, dans la majorité des cas au moins, de matériaux ayant appartenu à la paroi spéciale.

Ces granules et fibrilles sont en quelque sorte des "corps étrangers" inclus dans l'exospore (ils ne réagissent jamais comme cette paroi aux fixateurs et à l'acétolyse). Ils jouent néanmoins un rôle important dans la conservation, ou dans la création, des cavités de l'exospore. Il est possible qu'ils jouent également, par la suite, un certain rôle au cours des échanges entre cellule sporale et milieu externe (un peu à la manière de la mèche d'une lampe à huile ?).

D. Remarques.

1 - Sur la délimitation des couches de l'exospore dans les spores mûres.

Il est fréquemment malaisé de déterminer avec précision les lignes de démarcation séparant les diverses couches de cette paroi sur les sections ultra-fines de spores mûres. Cela provient en particulier du fait que les différentes parties de l'exospore ont une texture analogue et qu'elles tendent à acquérir un contraste uniforme en fin de maturation.

D'autre part, dans le cas des spores possédant une exospore moyenne, il n'existe pas, fondamentalement, de limite absolue entre l'exospore interne et l'exospore moyenne. Il y a passage plus ou moins progressif d'une couche compacte et de nature homogène (exospore interne), formée de feuillets ayant intimement fusionné, à une couche hétérogène (exospore moyenne) constituée de feuillets identiques aux précédents mais plus écartés et délimitant ainsi des espaces en partie obstrués par une substance de nature différente.

Dans les spores dépourvues d'exospore moyenne (spores à exospore blechnoïde), la limite entre l'exospore interne et l'exospore externe est beaucoup plus nettement tranchée. En l'absence de différence de contraste entre les deux couches, le critère déterminant est la parfaite compacité de l'exospore interne, qui s'oppose à la structure fissurée de la strate qui la recouvre.

2 - Sur quelques propriétés physiques de l'exospore.

De nombreux lots de spores ont été soumis de façon systématique à l'action d'agents chimiques (bases et acides divers, etc) ou physiques (pressions, vide), provoquant des dilatations, compressions et déformations diverses. En outre, au cours des fixations, des inclusions et de la réalisation des sections ultra-fines, les spores subissent également des contraintes mécaniques.

Ces différentes manipulations ont permis de constater que les exospores des Filicinées sont à la fois relativement souples et élastiques.

Par ailleurs, sauf dans le cas d'une acétolyse exagérément prolongée, on n'observe pratiquement jamais de dilacération tangentielle de l'exospore. Même dans les pires conditions de travail à l'ultra-microtome, alors qu'il arrive fréquemment que l'exospore se fragmente plus ou moins transversalement et que ces morceaux se détachent des sections, les décollements entre les couches de cette paroi et les déchirures au sein de l'une de ces couches, y compris au niveau de sa partie alvéolée, sont très rares. L'exospore est donc, chez les Filicinées, douée d'une très forte cohésion interne.

LA PERISPORE.

Toutes les spores de Filicinées isosporées qui ont été étudiées possèdent une périspore.

Cette paroi s'édifie dès la fin de la formation de l'exospore. Elle s'organise simultanément, en général, sur les diverses faces des spores et enveloppe complètement l'exospore.

Elle est constituée d'une seule ou de plusieurs parties dont chacune a, dans chaque famille ou même dans chaque genre, une structure et une conformation qui lui sont propres.

La périspore des Filicinées isosporées est donc extrêmement hétéromorphe, et peu de caractères ayant une portée réellement générale se dégagent de son étude. Tout au plus peut-on constater au premier abord que, dans l'ensemble, les spores possédant une exospore fortement ornementée ont une périspore fine, tandis que les spores à exospore lisse ont une périspore moyennement ou très développée...

A. Formation et structure de la périspore.

1 - Modalités de l'édification de la périspore.

Ce processus débute généralement par l'accumulation, contre ou à proximité de l'exospore, d'un ensemble plus ou moins lâche de

matériaux fibrillaires ou granulaires. Cet ensemble affecte approximativement la forme de la future périspore (quand celle-ci est simple et homogène) ou de sa couche la plus profonde. Puis ces matériaux se transforment simultanément dans la couche toute entière en acquérant leur structure définitive.

Ce mécanisme aboutit à la formation très rapide des périspores simples. Quand la paroi est plus complexe, des matériaux différents des précédents se rassemblent sur la couche déjà formée ou en voie de maturation et évoluent à leur tour pour donner une nouvelle couche, avant d'être recouverts eux-mêmes par les éléments d'une troisième couche...

Mais d'après l'observation des sections ultra-fines, ce processus semble présenter diverses variantes.

Au cours de la maturation de certaines couches, leurs constituants se condensent en un volume plus réduit que celui de l'ensemble initial (couches de la périspore de *Pteris longifolia* par exemple) ; dans d'autres cas, l'édifice préétabli conserve sa forme et son volume primitifs, tandis que sa compacité augmente du fait de la transformation des matériaux déjà en place ou grâce à l'incorporation de substances nouvelles (couche principale de la périspore de *Scolopendrium vulgare*).

Il arrive que certaines parties de la périspore s'épaississent progressivement, sans que les substances qui les constituent soient visibles avant leur mise en place : c'est le cas, par exemple, du "manchon" superficiel des feuillets de la périspore externe de *B. spicant*.

Parfois on se trouve subitement en présence d'éléments de paroi ayant acquis d'emblée -du moins le semble-t-il- leur organisation définitive, alors qu'aucun édifice préétabli ou aucune accumulation de substance n'avait laissé présager leur formation (manchons internes des feuillets de la périspore de *B. spicant*)...

Les observations réalisées sur les sections ultra-fines sont malaisées à interpréter. Il est possible, et même probable, que, à l'état de "précurseurs", les matériaux constituant les diverses

parties de la périspore réagissent de façon différente aux produits chimiques utilisés au cours de la préparation des échantillons, laissant ainsi croire à l'existence de modalités de mise en place plus variées qu'elles ne le sont en réalité...

Quoi qu'il en soit, l'ensemble des observations réalisées fait ressortir deux faits :

a) Quand la périspore comprend plusieurs couches distinctes. celles-ci s'édifient l'une après l'autre de la plus interne à la plus superficielle.

Il existe probablement quelques exceptions à cette règle : ainsi, il semble que les faisceaux d'éléments constituant les épines de la périspore d'*Os. regalis* et des *Leptopteris* (Ch.III) s'organisent en-dessous de la couche continue déjà formée ou en voie de formation. Toutefois ces faisceaux se constituent très certainement à partir de matériaux accumulés contre l'exospore au cours d'une période antérieure à la différenciation de la couche continue : il y a donc probablement, dans ce cas, transformation différée de substances déjà en place, mais non apport de matériaux sous une couche déjà organisée de la périspore.

b) Tous les points d'une couche constituée des mêmes matériaux, pour si épaisse ou si compliquée que soit cette couche, évoluent et "murissent" simultanément ou presque. Par exemple, dans le cas des périspores à crêtes creuses comme celle de *Scolopendrium vulgare*, la couche basale et les crêtes s'organisent en même temps et de la même manière.

2 - Les différentes structures périsporales.

Etant donné la grande diversité structurale de la périspore des Filicinées, il est préférable de considérer séparément les caractères particuliers de cette paroi dans chacun des groupes de cet ensemble.

- Ophioglossales. Les diverses Ophioglossales étudiées ont toutes une périspore simple, essentiellement constituée de fibrilles

plus ou moins nettement groupées en petits faisceaux entremêlés. Ces fibrilles forment une couche continue peu épaisse et des protubérances coniques ou multiformes dressées sur la surface externe de la paroi.

- Marattiales. Formée d'une seule couche présentant une texture finement grenue chez *Marattia fraxinea*, la périspore est constituée de deux couches de même type chez *Angiopteris hypoleuca* ; il y a en outre une fine nappe sans structure précise, placée soit à l'intérieur de la périspore, soit entre ses deux couches.

La couche unique ou la plus interne des deux couches présente un clivage tangentiel discontinu ; d'autre part, les deux couches de la périspore d'*A. hypoleuca* sont détachées l'une de l'autre. Ces deux caractères semblent être particuliers aux Marattiales : ni l'un ni l'autre n'a été observé dans la périspore de spores appartenant à d'autres groupes de Filicinées.

- Osmundales. Leur périspore est formée d'une part d'une très fine couche continue hérissée de petits bâtonnets (microbacules), d'autre part d'épines groupées sur les sommets des protubérances du relief exosporal.

Ces épines de la périspore des Osmundales présentent deux particularités : chacune d'elles est constituée d'un nombre élevé d'éléments allongés groupés en faisceaux ; par ailleurs, parmi les spores de Filicinées étudiées, c'est le seul cas où des composants de la périspore ayant des dimensions importantes sont répartis isolément ou par petits groupes dans des zones privilégiées.

- Gleicheniacées. La périspore des deux *Gleichenia* étudiées comprend une couche continue finement grenue, et une très étroite nappe enserrée entre cette couche et l'exospore. Cette paroi rappelle quelque peu la périspore de *Marattia fraxinea* à ceci près qu'elle ne montre pas de clivage tangentiel. Chez *G. bankrostii*, elle présente à quelque distance de sa limite interne une étroite bande parcourue de très petites perforations.

- Filicales à exospore blechnoïde. La périspore de ces Filicales

montre une très grande diversité (voir les clichés présentés et les descriptions données...). Cela est dû essentiellement au fait que cette paroi est constiuée d'un nombre variable de couches diversement structurées ; qui plus est, il s'y incorpore parfois des formations dont la nature périsporale n'est nullement certaine.

On peut distinguer six types -au moins- d'éléments structuraux entrant dans la constitution de cette paroi.

a) Couches compactes. La périspore comporte généralement une ou plusieurs couches massives dont l'épaisseur, régulière ou variable suivant les cas, va de quelques centaines d'Angstroems à plusieurs microns. Ces couches ont des caractères très divers : on trouve parmi elles des couches très denses et homogènes à texture très fine, et des couches plus ou moins grumeleuses présentant une granulation grossière.

b) Couches creuses. La couche moyenne de la périspore de *Lygodium japonicum* est formée de travées parallèles, séparées par des intervalles étroits. Il est probable que la région moyenne de la périspore de certaines espèces de Schizaeacées comprend une couche délimitant des cavités beaucoup plus importantes.

Les couches creuses les plus remarquables se rencontrent chez les Aspleniacées et les Aspidiacées : elles constituent la partie essentielle des périspores à épines (*Cystopteris fragilis*) et à crêtes creuses (*Scolopendrium vulgare*, *Asplenium* divers, etc...). Les excavations creusées dans ces périspores sont en effet des cavités renfermées dans une couche, et non des espaces compris entre deux couches différentes : dans tous les cas, les cavités sont délimitées par une couche basale, généralement continue à la périphérie des spores, et par les flancs des crêtes et des épines, couche basale et flancs formant un tout cohérent et homogène.

Les flancs des crêtes et des épines présentent des discontinuités mettant les cavités en relation avec l'extérieur ; ils sont sous-tendus par des piliers ou des cloisons internes plus ou moins abondants d'une espèce à l'autre.

Chez certaines espèces (*Athyrium alpestre*), les surfaces libres

de la couche creuse (pourtour des cavités et surface externe) sont recouvertes par une substance de nature différente qui s'est déposée sur l'édifice préétabli. Ces couches creuses "composites" constituent en quelque sorte un terme de passage vers les couches feuilletées.

c) *Couches feuilletées*. Ce sont certainement les couches les plus complexes qui aient été observées dans la périspore des Filicinées isosporées. La formation et la structure de ce type de couche ont été étudiées chez *B. spicant* (Ch. IV.). L'analogie existant entre la couche feuilletée de cette espèce et celle de *Cheilanthes odora* est remarquable, bien que ces deux espèces appartiennent incontestablement à deux familles différentes et que leur périspore présente par ailleurs des caractères dissemblables.

Comme les couches creuses des Aspleniacées et des Aspidiacées, les couches feuilletées constituent toujours la couche superficielle de la périspore.

d) *Ecailles et lamelles profondes*. Ces éléments se rencontrent essentiellement chez les Filicales possédant une périspore épaisse. Ils sont soit disposés en une couche continue (écailles de *B. spicant*, lamelles de *Scolopendrium vulgare*), soit disséminés à la périphérie des spores. Bien qu'elles appartiennent sans aucun doute à la périspore, ces formations résistent imparfaitement à l'acétolyse.

e) *Globules*. La périspore des Dennstaedtiacées, Ptéridacées, etc, renferme des éléments globuleux de taille diverse répartis au hasard, en plus ou moins grand nombre, sur les différentes faces des spores. Ces éléments sont identiques aux "globules libres" (Ch. V.) ; leurs réactions aux différents agents chimiques sont analogues à celles de la partie superficielle de l'exospore. Il s'agit, très certainement, d'éléments de nature non périsporale emprisonnés dans la périspore proprement-dite.

f) *Lamelles superficielles*. On trouve fréquemment des systèmes lamellaires plus ou moins complexes plaqués à la périphérie des périspores ainsi qu'à l'intérieur des crêtes, épines et couches feuilletées. Ces formations présentent un développement très variable d'une spore à l'autre d'un même lot ; elles résistent plus ou moins

mal à l'acétolyse. Elles s'organisent à la fin de la sporogenèse, très peu de temps avant la libération des spores ; leur appartenance à la périspore proprement-dite paraît discutable.

La structure périsporale dans la région aperturale.

La périspore est toujours continue au-dessus de l'aperture. Chez beaucoup de Filicinées isosporées, cette paroi ne montre aucune particularité notable dans la région aperturale. Toutefois, dans quelques cas, son organisation est plus ou moins modifiée à ce niveau. La nature et l'importance de ces modifications sont très diverses ; pour ne citer que quelques exemples :

- quand les écailles ou lamelles profondes de la périspore ne forment pas une couche continue, elles sont généralement groupées, tout ou partie, au voisinage de l'aperture et sur les flancs du bourrelet apertural;
- chez quelques espèces, une ou plusieurs des couches de la périspore sont particulièrement fines au-dessus de la partie supérieure du bourrelet (*Dennstaedtia bipinnata*, couche interne de la périspore de *Cheilanthes odora*) ;
- chez *B. spicant*, le feuillet superficiel de la couche feuilletée forme au-dessus du bourrelet une crête plus ou moins importante, sous-tendue par un entrelacs de feuillets moins dense, en général, qu'il ne l'est dans les autres régions de la paroi ;
- le sommet du bourrelet apertural de beaucoup de spores de *Cystopteris fragilis* est surmonté par une forte arête massive, très différente des épines creuses du reste de la périspore.

La périspore montre donc, chez les Filicinées isosporées -et tout particulièrement chez les Filicales-, une grande hétérogénéité structurale. Deux principes -dont aucun n'a un caractère absolu...- se dégagent de son étude :

- dans la très grande majorité des cas, chacun des composants de la périspore forme une couche continue autour des spores (exceptions : les épines des Osmundales ; les écailles et lamelles profondes des Filicales) ;

- les cavités de la périspore se situent à l'intérieur de l'une de ses couches, et non entre deux couches différentes : de façon très générale, les différentes couches de la paroi sont étroitement appliquées l'une contre l'autre (seule exception connue : *Angiopteris hypoleuca*).

B. Remarques sur la périspore des Filicinées isosporées.

1 - Sur la genèse de la périspore.

L'originalité fondamentale de la périspore réside dans le fait que les substances dont elle est constituée proviennent de ce que l'on pourrait appeler les "décombres" du tapis, alors que les constituants des autres parois sporales sont le produit de l'activité de protoplasmes vivants (tapis et cellules tétrasporales).

Cette particularité est vraisemblablement à l'origine du mode de formation des couches de la périspore. Très souvent, on l'a vu, l'édification de chaque couche débute par la mise en place d'une sorte de magma qui se transforme sur place en acquérant la structure définitive de la couche considérée.

Il est probable -mais ceci reste à démontrer formellement- que la dégradation du tapis se réalise par étapes successives, dont chacune entraîne la libération de composés chimiques ayant une nature particulière ; au fur et à mesure de leur production, ces composés -ou seulement certains d'entre eux (en particulier dans le cas des espèces à périspore peu développée)- s'accumuleraient et "précipiteraient" d'une manière ou d'une autre et sous des formes diverses, donnant ainsi, successivement, les différentes couches de la périspore.

Cette hypothèse peut constituer une explication en ce qui concerne l'origine et la diversité structurale des couches de la périspore. Mais elle ne permet pas de comprendre pourquoi les composés chimiques provenant de la décomposition du tapis se rassemblent autour des spores, ni pourquoi ils se répartissent d'une manière à la fois très diverse et très spécifique chez les différentes Filicinées.

Les observations réalisées chez *Os. regalis* et *B. spicant* permettent de proposer une réponse à la première de ces questions. On constate en effet (Ch. V) que des éléments présentant une structure identique à celle des constituants de la périspore s'organisent au niveau des "globules libres" ou sur les substances qui se sont déposées sur la paroi squelettique délimitant la cavité sporangiale. Ces substances et les globules libres sont lipidiques ; ils ont certainement une nature très proche de celle de la couche externe de l'exospore. Il est donc probable que c'est la nature même des substances constituant la partie superficielle de l'exospore qui détermine l'accumulation -et la transformation ?- des matériaux qui forment soit la périspore toute entière (périspores homogènes), soit sa couche profonde ; dans ce dernier cas, ce phénomène se reproduirait de couche en couche jusqu'à ce que la paroi soit complètement formée.

La seconde question reste sans réponse : comme dans le cas de l'ornementation de l'exospore, aucun indice n'a permis, jusqu'ici, d'établir quels sont les facteurs qui déterminent l'agencement spécifique de l'édifice périsporal des Filicinées.

2 - Sur quelques propriétés physiques de la périspore.

La périspore est relativement souple ; sa souplesse est inversement proportionnelle à son épaisseur : les périspores épaisses sont manifestement plus rigides que l'exospore.

Mais contrairement à l'exospore, la périspore n'est pas élastique. La dilatation du contenu sporal ou de l'exospore provoque généralement la déchirure de la périspore. Cette absence d'élasticité est certainement, dans bien des cas, à l'origine des dommages que subit la périspore au cours de l'acétolyse.

3 - Sur la cohésion entre exospore et périspore.

Suivant les espèces, l'exospore et la périspore adhèrent plus ou moins fortement l'une à l'autre. Il semble -de façon très générale...- que l'existence d'une relative indépendance des deux parois l'une par rapport à l'autre n'est pas liée à leur origine

différente, mais qu'elle correspond à une nécessité en rapport, probablement, avec le fait qu'elles ne sont pas douées de la même élasticité.

On peut constater que, par des moyens d'ailleurs différents, la périspore d'*Oph. vulgatum* et celle d'*Os. regalis* n'adhèrent de façon relativement ferme à l'exospore qu'au niveau des sommets des protubérances de l'ornementation.

Chez les Filicales, les écailles et lamelles de la partie profonde de la périspore ont sûrement pour rôle de permettre un certain jeu et, si nécessaire, une disjonction entre cette paroi et l'exospore : dans ce dernier cas, il n'y a pas décollement entre les deux parois, mais scission au niveau des écailles, comme l'a montré l'étude de *B. spicant*.

Il est probable que la fine nappe observée entre l'exospore et la couche principale de la périspore chez les deux *Gleichenia* étudiées et chez *Marattia fraxinea* a une fonction analogue.

4 - Sur la cohésion des différentes parties de la périspore.

Une nappe comparable à celle des spores de *Gleichenia* et de *Marattia* existe chez *Angiopteris hypoleuca*, mais ici cette nappe est placée entre les deux couches principales de la périspore. Selon toute apparence, elle a également pour rôle d'assurer la disjonction des couches entre lesquelles elle se trouve.

En dehors de ce cas (une particularité des *Angiopteris* ?), toutes les périspores étudiées sont d'un seul tenant, quel que soit leur degré de complexité.

Toutefois, contrairement à l'exospore, la périspore peut, chez diverses espèces, se partager accidentellement en plusieurs parties. Il se produit parfois un clivage tangentiel, soit entre deux couches, soit, plus souvent, au sein d'une couche : les couches feuilletées ou creusées de cavités sont particulièrement fragiles. Les épines (surtout celles d'*Os. regalis* et des *Leptopteris*) se brisent assez fréquemment.

5 - Périspores polymorphes.

Au cours de l'exposé, j'ai à plusieurs reprises attiré l'attention sur les aspects différents présentés par la périspore de certaines espèces (*B. spicant, Athyrium filix-femina, etc...*). Il s'agit en réalité d'un phénomène banal, mais plus particulièrement évident chez les espèces possédant une périspore complexe.

La formation de la périspore peut être interrompue plus ou moins précocement, du fait d'une expulsion prématurée des spores hors des sporanges. Ce phénomène se produit couramment lors des récoltes de spores en vue de leur étude : chez de nombreuses espèces, le début de la dessication des frondes fertiles provoque l'ouverture de tous les sporanges contenant des spores dont l'exospore est complètement formée, quel que soit le degré de développement atteint par leur périspore. Il semble d'ailleurs que, dans la nature, les périodes de sécheresse survenant au moment de la sporulation provoquent parfois un phénomène analogue.

Si l'arrêt du développement intervient tôt, les spores sont dépourvues de périspore ou recouvertes de matériaux sans structure précise. Si l'interruption est plus tardive les périspores sont plus ou moins bien définies, souvent écrasées sur elles-mêmes lorsqu'il s'agit de périspores feuilletées. Etant donné le mode de formation de ces parois, ce sont les constituants les plus superficiels des périspores ou de leurs couches composites qui sont susceptibles de manquer.

Il n'est donc pas surprenant de rencontrer, dans un même lot, des spores dont la périspore présente des caractères morphologiques et structuraux variés. Dans ce cas, les spores "typiques" sont celles qui possèdent les périspores les plus épaisses et les plus complexes.

Tout un lot de spores peut avoir été récolté avant que les spores aient atteint leur complète maturité ; leur exospore et la partie déjà formée de la périspore résistent à l'acétolyse. Si dans ce cas, les caractères de l'exospore sont dès ce moment définitivement établis, il n'en est pas de même de ceux de la périspore

dont l'étude peut conduire à des conclusions erronées.

Il est donc toujours avantageux -quand cela est possible...- de comparer des spores de provenance différente. L'étude du contenu des spores non acétolysées et conservées en milieu sec permet également d'évaluer, plus ou moins approximativement, l'état de maturation des spores : le contenu sporal est, en général, fragmenté en éléments globuleux ou polyédriques d'autant plus petits, nombreux et serrés les uns contre les autres que les spores sont plus mûres.

LA PSEUDO-ENDOSPORE

La pseudo-endospore typique est la paroi qui se trouve entre l'exospore et la cellule sporale dans les spores d'*Os. regalis* au moment de la déhiscence des sporanges.

Cette paroi se forme au cours des derniers stades de la sporogenèse, en même temps que la périspore s'organise à la périphérie des spores.

Elle est constituée de substances élaborées par la cellule sporale.

ELLe forme une couche continue, d'épaisseur à peu près uniforme sur les diverses faces des spores. Elle est homogène sur toute son épaisseur, et présente une texture granulo-fibrillaire dense. Sa nature est non ou peu cellulosique.

La pseudo-endospore d'*Os. regalis* semble avoir pour rôle fondamental d'assurer l'isolement (seulement mécanique ?) de la cellule sporale, et plus tard du filament gamétophytique, vis à vis de l'exospore.

Dans les spores d'Ophioglossales, on trouve une paroi présentant des caractères analogues à ceux de la pseudo-endospore d'*Os. regalis* : même période de formation, même origine, même disposition, aspect comparable.

Cette paroi est très vraisemblablement une pseudo-endospore, bien que la justification formelle de cette thèse n'ait pu être

fournie, étant donné que je n'ai pas eu la possibilité d'observer la germination sporale chez les Ophioglossales ;

Chez les Marattiales, cette paroi est plus ou moins développée ; elle est très réduite, sinon inexistante, dans les spores mûres d'*Angiopteris hypoleuca*.

Au moment de la déhiscence des sporanges, les spores des diverses Leptosporangiées isosporées étudiées sont dépourvues de pseudo-endospore. Le cytoplasme sporal et l'exospore sont séparés l'un de l'autre par un intervalle large de quelques centaines d'Angstroems, plus ou moins complètement occupé par une faible quantité de matériaux granuleux.

Une paroi distincte de l'endospore se constitue lors des premières phases de la germination sporale (*B. spicant* ; cette paroi a également été observée chez *Polypodium serratum* et *Pteridium aquilinum*). Elle est plus ou moins importante, et se développe essentiellement sur la face proximale des spores.

Cette paroi est l'équivalent de la pseudo-endospore d'*Os. regalis* ; elle joue un rôle identique à celui de cette dernière lors de l'ouverture de l'aperture et de l'extrusion du jeune gamétophyte.

La pseudo-endospore est donc présente dans les spores mûres des Osmundales -et très certainement des Ophioglossales ; elle est plus ou moins développée dans celles des Marattiales. Elle n'existe pas, par contre, dans les spores mûres des Leptosporangiées isosporées ; dans ce groupe, sa formation est différée jusqu'aux premiers stades de la germination des spores.

L'ENDOSPORE.

Les observations relatées dans cet ouvrage démontrent que, chez *Os. regalis* comme chez *B. spicant*, l'endospore s'édifie seulement au moment de la germination sporale.

Il en est de même, de toute évidence, pour toutes les spores de Leptosporangiées isosporées que j'ai pu étudier, puisque aucune d'elle ne possède, avant sa germination, de paroi continue d'épaisseur notable séparant l'exospore de la cellule vivante.

Cette règle s'applique certainement à toutes les spores d'Osmundales et de Leptosporangiées isosporées (sauf exceptions, improbables et non connues à ce jour, mais dont l'éventualité ne peut être écartée à priori).

L'unique paroi continue qui se forme en fin de sporogenèse à l'intérieur de l'exospore d'*Oph. vulgatum* (et des diverses Eusporangiées étudiées à l'exception d'*Angiopteris hypoleuca*) est très certainement une pseudo-endospore, comme je l'ai dit plus haut. Par conséquent, en attendant que l'étude de spores germées vienne confirmer formellement cette théorie, on peut admettre que, chez les Eusporangiées comme chez les autres Filicinées isosporées, la formation de l'endospore est postérieure à la libération des spores.

Donc, contrairement au principe généralement admis, la majorité des spores de Filicinées isosporées, sinon toutes, sont dépourvues d'endospore au moment de leur mise en liberté, cette paroi apparaissant seulement au cours de la germination sporale.

D E U X I E M E P A R T I E

PAROIS SPORALES ET MICROSCOPIE PHOTONIQUE.

Connaissant maintenant, grâce au microscope électronique, la structure fine et diverses propriétés des parois sporales des Filicinées isosporées, on peut délimiter avec précision les possibilités offertes par la microscopie photonique pour l'étude de ces parois. Mieux -sans aucun doute-, les connaissances acquises sont à même de faciliter, dans bien des cas, l'interprétation des images observées au microscope photonique.

La quasi totalité des détails structuraux de l'exospore ne sont pas perceptibles au moyen du microscope classique. Dans quelques rares cas seulement, l'exospore interne et des cavités telles que les plus grands alvéoles des Ophioglossales (toujours placés en profondeur dans la paroi et à proximité de l'aperture) ou les canaux péri-aperturaux de *Pteris longifolia* ont des dimensions supérieures au pouvoir de résolution de cet instrument.

Les "couches" que l'on peut distinguer dans l'exospore à l'aide du microscope photonique correspondent soit à des "reflets" imputables aux conditions d'observation elles-mêmes (Van Campo, Bronckers, Guinet 1965), soit, le plus souvent, à des zones de la paroi possédant des propriétés physico-chimiques quelque peu différentes : ce sont ces mêmes zones qui présentent des différences de contraste plus ou moins marquées sur les sections ultra-fines. Cette étude a montré que ces zones ne se confondent presque jamais avec les véritables couches de l'exospore, et que leur disposition et leur importance varient dans de larges proportions d'une spore à l'autre d'un même lot (ce dernier phénomène est d'ailleurs, parfois, sensible également en microscopie photonique).

En outre, l'exospore est une paroi massive, compacte, ne présentant que très exceptionnellement des clivages tangentiels qui sont toujours dus à un accident de manipulation. De même, sauf dans le cas d'une acétolyse prolongée au delà des limites admises, l'exospore ne présente jamais de desquamations superficielles.

La Périspore existe chez toutes ces Filicinées. La méconnaissance de ce fait provient tantôt de la faible épaisseur de cette paroi (< 0,1 µ), tantôt de ce qu'elle adhère très fortement à l'exospore, tantôt de sa trop grande fragilité, ou d'une récolte prématurée des spores étudiées... En outre, son agencement très diversifié, la finesse de certaines de ses parties, le fait que sa formation peut être plus ou moins parachevée rendent son étude très délicate (ces diverses particularités ont été commentées plus haut).

D'autre part, l'endospore ne doit pas être recherchée dans

les spores mûres des Filicinées isosporées, du moins tant que ces spores n'ont pas séjourné dans un milieu susceptible de provoquer le déclenchement des phénomènes germinatifs.

Il ressort de ces diverses constatations que :

- la structure de l'exospore ne peut être étudiée efficacement au moyen du microscope photonique ;

- les couches distinguées dans cette paroi n'ont qu'un très lointain rapport avec sa structure réelle ;

- la périspore n'est pas toujours décelable ;

- la structure exacte de cette paroi n'est pas visible ; seule sa conformation générale peut être déterminée à l'aide du microscope traditionnel ;

- toute couche paraissant, à l'observation photonique, creusée de cavités ou plus ou moins détachée de l'exospore appartient sûrement à la périspore et non à l'exospore.

Ce dernier point est primordial, car il constitue un critère permettant souvent soit de reconnaître la présence de la périspore, soit de déterminer la limite interne de cette paroi.

Compte tenu de ces remarques, le microscope classique est et demeure néanmoins, comme je l'ai déjà dit, l'instrument le plus commode pour l'étude des caractères morphologiques des spores.

PAROIS SPORALES ET PHYLOGENESE

Trois caractères des spores des Filicinées isosporées sont utilisés comme critères par les taxonomistes : la disposition de l'aperture, trilète ou monolète (spores tétraédriques ou bilatérales) ; l'ornementation de l'exospore ; l'absence ou la présence -et, dans ce dernier cas, la morphologie- de la périspore.

Ces caractères sont parfaitement exploitables au niveau de

l'espèce et du genre (*). Par contre, lorsqu'on tente de dresser des tableaux d'affinités naturelles ou de filiation à l'échelle des divers groupes ou de l'ensemble des Filicinées, l'utilisation de ces critères s'avère très délicate. En effet :

- plusieurs familles (Marattiacées, Gleicheniacées, etc) renferment des espèces dont certaines ont des spores tétraédriques tandis que d'autres ont des spores bilatérales ;
- on trouve des exospores ornementées dans les groupes primitifs, mais aussi dans des familles considérées comme très évoluées ; en outre, les Schizaeacées et les Pteridacées, par exemple, renferment des espèces à exospore lisse et des espèces à exospore remarquablement ornementée ;
- la périspore existe, en réalité, chez toutes les Filicinées ; et il n'est pas rare que, dans une même famille, cette paroi soit tantôt très fine, tantôt très développée (Schizaeacées, Pteridacées).

Contrairement aux caractères énumérés ci-dessus, l'infrastructure feuilletée de l'exospore, mise en évidence grâce au microscope électronique, paraît constituer un critère phylogénétique très valable.

D'après l'ensemble des observations réalisées, cette infrastructure présente des caractères très constants au sein d'une famille ou d'un groupe naturel de familles. Dans chaque cas, ces caractères sont identiques quels que soient le type d'aperture des diverses espèces, l'ornementation de l'exospore, la structure de la périspore.

A l'échelle de l'ensemble des Filicinées isosporées, l'infrastructure feuilletée tend très nettement vers une simplification de plus en plus poussée. Cette tendance évolutive se manifeste de deux manières : soit par une diminution généralisée du nombre de feuillets de l'infrastructure (feuillets intégrés à l'exospore interne

---

(*) - En ce qui concerne la périspore, le microscope électronique peut, sur ce plan, apporter d'utiles renseignements complémentaires : les caractères structuraux fins de cette paroi constituent certainement un très bon critère.

et feuillets superficiels) ; soit par une réduction de ce nombre plus précisément localisée, d'abord au niveau du sommet de l'édifice apertural, et secondairement sur la face distale des spores. La région atteinte en dernier lieu par ce phénomène est très certainement la partie inférieure de l'aperture.

L'infrastructure des Ophioglossales correspond au type le plus complexe et sans doute le plus primitif, tandis que le terme ultime de l'évolution est représenté par l'infrastructure des Filicales - non compris les Gleicheniacées-, réduite en tous ses points à un unique feuillet (Fig. de texte 6, page 234).

Les données en notre possession sont encore très fragmentaires ; néanmoins, elles fournissent déjà diverses indications intéressantes, en particulier en ce qui concerne les Leptosporangiées :
- le retrait des Osmundales de ce groupe est parfaitement justifié ;
- les Gleicheniacées constituent sans aucun doute une famille archaïque, qui doit, semble-t-il, être retirée des Filicales ;
- les Filicales -moins les Gleicheniacées- constituent un ensemble très homogène ; bien qu'ayant par ailleurs des caractères archaïques, les Schizaeacées ont une structure exosporale blechnoïque typique, et s'intègrent parfaitement, à ce point de vue, au groupe des Filicales.

Le problème des rapports phylogénétiques entre les grands groupes des Filicinées est plus délicat.

Il existe, semble-t-il, un lien de parenté, ou du moins un certain nombre d'analogies, entre Ophioglossales et Osmundales : les secondes diffèrent essentiellement des premières par la simplification de l'infrastructure au niveau du sommet de l'aperture.

Entre Ophioglossales et Marattiales, le caractère différentiel majeur est une diminution globale du nombre des feuillets de l'infrastructure chez les Marattiales.

On peut concevoir l'existence d'une parenté plus ou moins lointaine entre Marattiales et Gleicheniacées, le passage des unes aux autres se traduisant par la réduction à l'unité du nombre des feuillets sur la face distale (ce stade est peut-être atteint chez certaines Marattiacées) et au sommet de l'aperture. (Les spores de

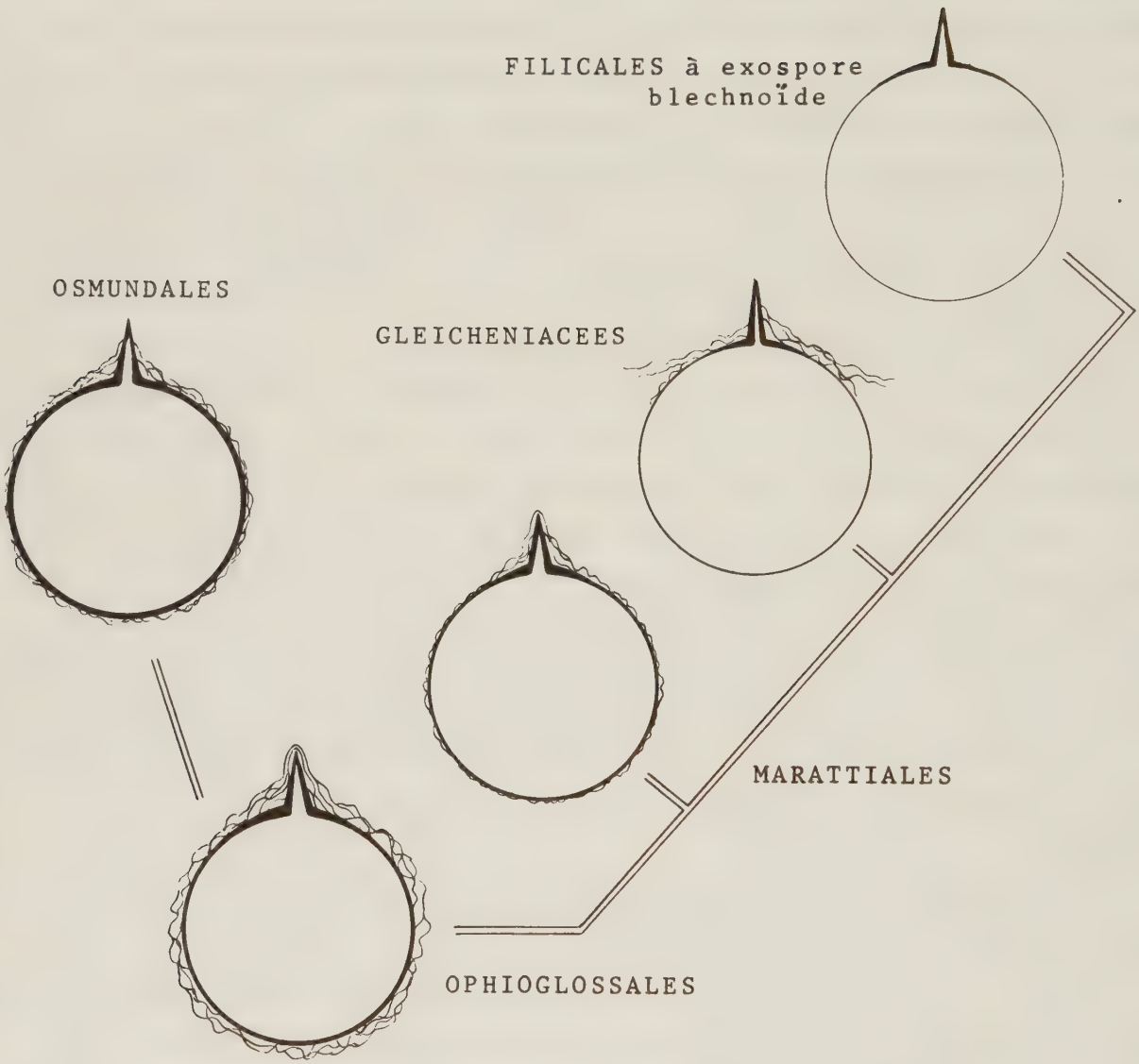


Fig. de texte 6: Rapports phylogénétiques supposés entre les différents groupes des Filicinées isosporées d'après l'organisation de l'infrastructure feuilletée de l'exospore.

ces deux groupes de Filicinées présentent en outre un certain nombre d'analogies plus ou moins marquées : existence dans les deux cas de spores trilètes et monolètes, organisation périsporale...).

Les liens de parenté -plus ou moins directs- entre Gleicheniacées et Filicales à exospore blechnoïde paraissent hors de doute.

On peut donc, sous les réserves qui s'imposent en la matière, envisager une lignée (au sens très large du terme !) :

Ophioglossales - Marattiales - Gleicheniacées - Filicales

(voir Fig. de texte 6). Les Osmundales constitueraient, semble-t-il, un rameau particulier : les relations Osmundales - Gleicheniacées, ou Osmundales - certaines Filicales (Holttum 1949) paraissent peu vraisemblables...

ORIENTATION POUR DES RECHERCHES FUTURES.

Ces travaux ont révélé l'existence de phénomènes (tels que l'évolution de la crête cytoplasmique et la mise en place du pli proximal) qui méritent une étude approfondie au moyen de techniques plus diversifiées que celles qui ont été mises en oeuvre jusqu'ici.

En ce qui concerne la connaissance des parois sporales elles-mêmes -but essentiel de ce travail-, les résultats obtenus démontrent que l'étude simultanée des spores mûres et de leur genèse à l'aide du microscope électronique est actuellement le moyen le plus efficace pour mettre en évidence et comprendre la structure de ces parois. Les recherches de cet ordre doivent donc être poursuivies.

Dans le cas des Filicinées isosporées, il est certain que la morphogenèse sporale chez les Marattiacées, les Gleicheniacées, et probablement les Hyménophyllacées, constitue un champ d'investigations intéressant ; l'étude approfondie des spores de ces familles devrait permettre de mieux connaître les relations phylogénétiques de l'ensemble des Filicinées.

La brève étude des microspores de *Pilularia globulifera* (Ch.IV) a montré que l'exospore des microspores des Marsiléales est très

proche de l'exospore blechnoïde des Filicales, mais également que son infrastructure présente peut-être une certaine complexité. L'étude de la genèse microsporale chez les Hydroptéridées est très souhaitable : il est possible qu'elle permette de mieux définir les affinités existant entre les deux ordres de cet ensemble et les divers groupes des Filicinées (Bonnet 1955-1957, Emberger 1960).

Les spores des Ptéridophytes autres que les Filicinées sont encore mal connues, mais leur étude est en bonne voie. Robert (1970, 1971) a publié d'intéressantes observations sur les modalités de la formation des parois microsporales de *Selaginella kraussiana* A. Br. Personnellement, j'ai entrepris des recherches sur les spores d'Equisetacées (1969), de Lycopodiacées et de Psilotacées ainsi que sur des microspores de Selaginellacées et d'Isoetacées ; ces études, réalisées afin de mieux délimiter l'originalité structurale des spores des Filicinées, se sont révélées très instructives : elles feront bientôt l'objet d'une série de publications.

Il est hors de doute que l'étude détaillée de la structure des parois sporales est désormais possible grâce aux moyens d'investigations modernes. Et l'on peut espérer que les connaissances ainsi acquises permettront de mieux définir les relations existant d'une part entre les groupes si divers des Ptéridophytes actuelles, d'autre part entre les Ptéridophytes et les autres Archégoniates.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Ne figurent dans cette bibliographie que des publications et ouvrages cités ou se rapportant étroitement au sujet.

AFZELIUS B.M., ERDTMAN G., SJOSTRAND F.S. (1954). On the fine structure of the outer part of the spore wall of *Lycopodium clavatum* as revealed by the electron microscope. - *Svensk Bot. Tidskr.*, 48, 1, pp. 155-161.

AFZELIUS B.M. (1956). Electron-microscope investigations into exine stratification. - *Grana palynologica*, 1, 2, pp. 22-37.

ANGOLD R.E. (1966). The ontogeny and fine structure of the pollen grain of *Endymion non-scriptus*. - *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 3, pp. 205-212.

ARRIGONI O., ROSSI G. (1963). I lomasomi, structture cellulari sconosciute nelle piante superiori. - *Rend. Ac. Naz. Lincei*, 34, 3, pp. 305-308.

ARRIGONI O., ROSSI G. (1963). I lomasomi : loro probabili rapporti con la crescita per distensione della parete cellulare. - *Giorn. Bot. Ital.*, 70, pp. 476-481.

ATKINSON L. R, (1962). The Schizaeaceae : the gametophyte of *Anemia*. - *Phytomorphology*, 12, 3, pp. 264-288.

BANERJEE U.C., ROWLEY J.R., ALESSIO M.L. (1965). Exine plasticity during pollen grain maturation. - *J. of Palynology*, 1, pp. 70-89.

BEER R. (1906). On the development of the spores of *Riccia glauca*. - *Annals of Bot.*, 20, pp. 275-291.

BEER R. (1911). Studies in spore development. - *Annals of Bot.*, 25, pp. 199-214.

BEISVÅG T. (1970). An electron microscopic investigation of the young gametophyte of the fern *Blechnum spicant* (L.) Roth. - *Grana*, 10, pp. 121-135.

BIENFAIT A. (1969). Recherches sur le sporophyte des fougères eusporangiates (*Ophioglossum, Marattia, Angiopteris*). - *La Cellule*, 67, 3, pp. 285-329.

BONNET A.L.M. (1955). Contribution à l'étude des Hydroptéridées ; I, Recherches sur *Pilularia globulifera* L. et *P. minuta* Dur. - *La Cellule*, 57, 2, pp. 131-239.

BONNET A.L.M. (1956). Contribution à l'étude des Hydroptéridées ; IV, Commentaires et conclusions générales. - *Naturalia Monspel.*, Sér. Bot., 8, pp. 37-104.

BOWER F.O. (1923). The Ferns. - Cambridge, Univ. Press., T.I, II, III.

BRAGGIO G. (1966). Morfologia delle spore e sistematica delle Davalliales. - *Webbia*, 21, pp. 725-767.

BROOKS J., GRANT P.R., MUIR M.D., VAN GIJZEL P., SHAW G. et collaborateurs (1971). - Sporopollenin.-Academic Press, London and New York, 718 p.

BUVAT R. (1969). La cellule végétale. - Hachette, Paris, 253 p.

CAMPBELL D.H. (1918). The Structure and Development of Mosses and Ferns. - Macmillan & Co., London, 708 p.

CERCEAU M-T., HIDEUX M., MARCEAU L., ROLAND F. (1970). Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au microscope électronique à balayage. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 270, pp. 66-69.

CHARDARD R. (1969). Aspects infrastructuraux de la maturation des grains de pollen de quelques Orchidacées. - *Rev. Cytol. et Biol. vég.*, 32, pp. 67-100.

CHRISTENSEN C. (1906). Index filicum. - Copenhagen.

COPELAND E.B. (1947). Genera filicum. - Waltham, Mass. U.S.A., 247 p.

DEXHEIMER J. (1965). Sur les structures cytoplasmiques dans les grains de pollen de *Lobelia erinus* L. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 260, pp. 6963- 6965.

DICKINSON H.G., HESLOP-HARRISON J. (1968). Common mode of deposition for the sporopollenin of sexine and nexine. - *Nature*, 220, pp. 926-927.

EMBERGER L. (1960). Traité de Botanique, les Végétaux vasculaires. - T. II, fasc. I, Masson, Paris, 753 p.

EMBERGER L. (1968). Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. - Masson, Paris, 758 p.

ERDTMAN G. (1943). An introduction to pollen analysis. - Waltham, Mass., U.S.A., 239 p.

ERDTMAN G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy, Angiosperms. - Almqvist & Wiksell, Stockholm, 539 p.

ERDTMAN G. (1957). Pollen and spore morphology, Plant taxonomy ; Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta (Illustrations). - Almqvist & Wiksell, Stockholm, 151 p.

ERDTMAN G. (1966). Sporoderm morphology and morphogenesis. A collocation of data and suppositions. - *Grana palynologica*, 6, 3, pp. 317-323.

ESCHRICH W., CURRIER H.B. (1964). Identification of callose by its diachrome and fluorochrome reactions. - *Stain Technol.*, 39, 5, pp. 303-307.

FITTING H. (1900). Bau und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* und ihre Bedentung fur die Kenntniss des Wachsthums pflanzlicher Zellmembranen. - *Bot. Zeit.*, 58, pp. 107-156.

GANTT E., ARNOTT H.J. (1965). Spore germination and development of the youg gametophyte of the ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris*). - *Amer. Journ. of Bot.*, 52, 1, pp. 82-94.

GODWIN H., ECHLIN P., CHAPMAN B. (1967). The development of the pollen-grain wall in *Ipomea purpurea* (L.) Roth. - *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 3, pp. 181-195.

GREGUSS P. (1941). Die Sporen der mitteleuropäischen Pteridophyten. - *Mat. Term. Közl. Magyar Tud. Akad.*, 39, 2, pp. 1-36.

GULLVÅG B.M. (1968). On the fine structure of the spores of *Equisetum fluviatile* var. *verticillatum* studied in the quiescent, germinated and non-viable state. - *Grana palynologica*, 8, 1, pp. 23-69.

GULLVÅG B.M. (1969). Primary storage products of some Pteridophyte spores ; a fine structural study. - *Phytomorphology*, 19, 1, pp. 82-92.

HARRIS W.F. (1955). A manual of spores of New Zealand. Pteridophyta. - *Bull. N. Z. Dep. Scient. ind. Res.*, 116, pp. 1-186.

HECKMAN C.A. (1970). Spore wall structure in the Jungermaniales. - *Grana*, 10, pp. 109-119.

HESLOP-HARRISON J. (1963). An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula*. - *Grana palynologica*, 4, 1, pp.7-24.

HESLOP-HARRISON J. (1968). An acetolysis-resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain Compositae. - *Canad. Journ. of Bot.*, 47, 4, pp. 541-542.

HOLLTUM R.E. (1949). The classification of Ferns. - *Biol. Rev.*, 24, pp. 267-296.

HORNER H.T., LERSTEN N.R., BOWEN C.C. (1966). Spore development in the liverwort *Riccardia pinguis*. - *Amer. Journ. of Bot.*, 53, 10, pp. 1048-1064.

KAWASAKI T. (1970). Of the external figures of spores in the Polypodiaceae and their phylogenetic significance (9). - *Bull. of Tokio Gakugei Univ.*, 22, 4, pp. 105-121.

KEMPF E.K. (1970). Electronenmikroskopie der Sporodermis von Megasporen der Gattung *Selaginella* (Pteridophyta). - *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 10, pp. 99-116.

KNOX E.M. (1951). Spore morphology in British Ferns. - *Trans. and Proc. of the Bot. Soc. of Edinburgh*, 35, 4, pp. 437-449.

LARSON D.A., LEWIS C.W. (1962). - Pollen wall development in *Parkinsonia aculeata*. - *Grana palynologica*, 3, 3, pp. 21-27.

LARSON D.A. (1964). Processing pollen and spore exine for electron microscopy. - *Stain Technol.*, 39, 4, pp. 237-243.

LUFT J.H. (1961). Improvements in epoxy resin embedding methods. - *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 9, pp. 409-414.

LUGARDON B.(1963). Les spores des Pteridacées de France. - *Pollen et Spores*, 5, 2, pp. 325- 336.

LUGARDON B. (1965). Structure des parois de la spore de *Blechnum spicant* (L.) Roth. - *Pollen et Spores*, 7, 3, pp. 409-428.

LUGARDON B. (1966). Formation de l'exospore chez *Blechnum spicant* (L.) Roth. - *C.R. Acad. Sc. Paris*, 262, pp. 2029-2031.

LUGARDON B. (1968). Sur l'existence de liaisons protoplasmiques entre les cellules-mères des microspores de Ptéridophytes au cours de la prophase hétérotypique. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 267, pp. 593-596.

LUGARDON B. (1969 a). Sur le processus de la formation du "pli proximal" au cours de la sporogenèse chez *Blechnum spicant* (L.) Roth. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 268, pp. 286-289.

LUGARDON B. (1969 b). Sur la formation de l'exospore chez *Osmunda regalis* (L.) - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 268, pp. 2879-2882.

LUGARDON B. (1969 c). Sur la structure fine des parois sporales d'*Equisetum maximum* Lamk. - *Pollen et Spores*, 11, 3, pp. 449-474.

LUGARDON B. (1971). L'endospore et la "pseudo-endospore" des spores des Filicinées isosporées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 273, pp. 675-678.

MAGNAN C. (1961). Traité de microscopie électronique. - Hermann, Paris, T. I, II.

MARCHANT R., ROBARDS A.W. (1968). Membrane systems associated with the plasmalemma of plant cells. - *Annals of Bot.*, 32, pp. 457-471.

MARENGO N.P. (1954). The relation of the cytoplasmic inclusions to the establishment of tetrahedral symmetry in the spore quartet of *Osmunda regalis*. - *Bull. of the Tor. Bot. Club*, 81, 6, pp. 501-508.

MARENGO N.P. (1959). The cytokinetic origin of the monolete spores of *Polypodium virginanum*. - *Bull. of the Tor. Bot. Club*, 86, 4, pp. 259-263.

MARENGO N.P. (1962). The cytokinetic basis of tetrahedral symmetry in the spore quartet of *Adiantum hispidulum*. - *Bull. of the Tor. Bot. Club*, 89, 1, pp. 42-46.

MARTENS P. (1960). Sur une structure microscopique orientée dans la paroi mégasporale d'une Sélaginelle. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 250, pp. 1599-1602.

MARTENS P. (1960). Nouvelles observations sur la structure des parois mégasporales de *Selaginella myosurus* (Sow) Alston. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 250, pp. 1774-1775.

MARTENS P., WATERKEYN L. (1961). Structure du pollen "ailé" chez les Conifères. - *La cellule*, 62, 2, pp. 173-222.

McCLYMONT J.W., LARSON D.A. (1964). An electron microscope study of spore wall structure in the Musci. *Amer. Journ. of Bot.*, 51, 2, pp. 195-200.

MOLLENHAUER H.H. (1964). Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy. - *Stain Technol.*, 39, 2, pp. 111-114.

NAYAR B.K., DEVI S. (1963). Spore morphology of some japanese Aspidiaceae. - *Pollen et Spores*, 5, 2, pp. 355-372.

NAYAR B.K., KAUR S. (1963). Spore morphology of some indian members of the Lomariopsidaceae. - *Pollen et Spores*, 5, 1, pp. 87-94.

NAYAR B.K., DEVI S. (1964). Spore morphology of indian fernes ; I, Aspidiaceae. - *Grana palynologica*, 5, 1, pp. 80-120.

NAYAR B.K., DEVI S. (1964). Spore morphology of indian ferns ; II, Aspleniaceae and Blechnaceae. - *Grana palynologica*, 5, 2, pp. 222-246.

NAYAR B.K., DEVI S. (1964). Spore morphology of indian ferns ; III, Polypodiaceae. - *Grana palynologica*, 5, 3, pp. 342-395.

NAYAR B.K., LATA P., TIWARI L.P. (1964). Spore morphology of the ferns of west tropical Africa. - *Pollen et Spores*, 6, 2, pp. 545-582.

NAYAR B.K., LATA P. (1965). Spore morphology in some african fern-allies. - *Pollen et Spores*, 7, 2, pp. 313-318.

NAYAR B.K., DEVI S. (1965). Spore morphology of indian ferns ; IV, Grammitidaceae. - *Grana Palynologica*, 6, 1, pp. 121-127.

PALADE G.E. (1952). A study of fixation for electron microscopy. - *J. Exp. Med.*, 95, pp. 285-298.

PEASE D.C. (1964). Histological techniques for electron microscopy. - Academic Press, New York and London, 381 p.

PETTITT J.M. (1966). Exine structure in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy. - *Bull. British Museum, Geol.*, 13, 4, pp. 223-257.

PICHI-SERMOLLI R.E. (1958). The higher taxa of the Pteridophyta and their classification. In "Systematics of to-day", *Uppsala Univ. Arsskrift*, 6.

PICHI-SERMOLLI R.E. (1959). Pteridophyta. Vistas in Botany. - pp. 421-493.

REESS M. (1867). Zur Entwickelungsgeschichte des Polypodiaceen-Sporangiums. - *Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot.*, 5, p. 217.

RISUENO M.C., GIMENEZ-MARTIN G., LOPEZ-SAEZ J.F., GARCIA M. (1969). Origin and development of sporopollenin bodies. - *Protoplasma*, 67, pp. 361-374.

ROBERT D. (1970). Participation des cellules de l'assise tapétale du sporange à l'édification des parois microsporales chez une Sélaginelle, *Selaginella kraussiana* A. Br. - *C. R. Acad. Sc. Paris*, 271, pp. 648-651.

ROBERT D. (1971). Nouvelle contribution à l'étude des parois microsporales chez le *Selaginella kraussiana* A. Br. - *C. R. Acad. Sc. Paris*. pp. 385-388.

ROLAND F. (1970). Contribution à la connaissance de l'ultrastructure des apertures de pollens appartenant au groupe Ranales - Centrospermales. - Thèse Doct. Sci. Nat. Paris, Arch. orig. Centre Docum. C.N.R.S., 165 p.

ROWLEY J.R. (1963). Ubisch body development in *Poa annua*. - *Grana palynologica*, 4, 1, pp. 25-36.

ROWLEY J.R. (1964). Formation of the pore in pollen of *Poa annua*. - In "Pollen physiology and fertilization", North-Holland Publishing C., pp. 59-69.

ROWLEY J.R. (1966). Fibrils, microtubules and lamellae in pollen grains. - *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 3, pp. 213-226.

ROWLEY J.R., DUNBAR A. (1967). Sources of membranes for exine formation. - *Svensk. Bot. Tidskr.*, 61, 1, pp. 49-64.

ROWLEY J.R., FLYNN J.J., DUNBAR A., NILSSON S. (1970). Influence of pinocytosis and membrane specializations on pollen wall form. - *Grana*, 10, pp. 3-12.

RUSSOW E. (1872). Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histologie (Histographie und Histogenie) der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwickelung der Sporen der Leitbündel-Kryptogamen,... - *Mém. de l'Aced. Imp. Sc. St. Petersbourg*, 7, 1.

SACHS (1868). In "Lehrbuck der Botanische", Iena, pp. 341-342.

SADEBECK (1902). In "ENGLER & PRANTL, Die natürlichen Pflantzen Familien", 1, 4.

SCHACHT H. (1849). Beitrag zur Entwickelungs-Geschichte des Sporangiums wie der Spore einiger Farrnkräuter. - *Bot. Zeit.*, 7, 30, pp. 537-545 ; et 7, 31, pp. 553-560.

SELLING O.H. (1946). Studies in hawaiian pollen statistics ; I, The spores of the hawaiian Pteridophytes. - Publics of Bishop Museum, Honolulu, 87 p.

SHAW G., YOADON A. (1966). Chemical studies on the constitution of some pollen and spore membranes. - *J. Chem. Soc.* (C), pp. 16-22.

SIEVERS A., BUCHEN B. (1970). Uber den Feinbau der wachsenden Megaspore von *Selaginella*. - *Protoplasma*, 71, pp. 267-279.

SKVARLA J.J., LARSON D.A. (1966). Fine structural studies of *Zea mays* pollen ; I, cell membranes and exine ontogeny. - *Amer. Jour. of Bot.*, 53, 10, pp. 1112-1125.

SORSA P. (1964). Studies on the spore morphology of fennoscandian fern species. - *Ann. Bot. Fennici*, 1, pp. 179-201.

STAINIER F. (1966). Morphological study of the walls of the mega - and micro-spores of *Selaginella myosurus* (Sw.) Alston. - *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 3, pp. 47-50.

TARDIEU-BLOT M.L. (1963). Sur les spores de Lindsaeaceae et de Dennstaedtiaceae de Madagascar et des Mascareignes. Etude de Palynologie appliquée à la Systématique. - *Pollen et Spores*, 5, 1, pp. 69-86.

TARDIEU-BLOT M.L. (1963). Sur les spores de Pterideae malgaches. - *Pollen et Spores*, 5, 2, pp. 337-353.

TARDIEU-BLOT M.L. (1964). Sur les spores de Davalliaceae et Vittariaceae malgaches. - *Pollen et Spores*, 6, 2, pp. 537-544.

TARDIEU-BLOT M.L. (1965). Sur les spores d'Adianthaceae, Aspleniaceae, Thelypteraceae et Athyriaceae de Madagascar. - *Pollen et Spores*, 7, 2, pp. 319-338.

TARDIEU-BLOT M.L. (1966). Sur les spores de fougères malgaches : Filicales (fin), Marattiales, Ophioglossales. - *Pollen et Spores*, 8, 1, pp. 75-122.

TCHISTIAKOFF J. (1871). Ueber die Entwickelungsgeschichte der Sporangien und Sporen der Farnkräuter (Polypodiaceae und Marattiaceae). - *Abh. kais. Ges. Freunde der Naturwiss. in Moscau*, 9, 2.

TCHISTIAKOFF J. (1874 a). Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. Premier mémoire. Histoire du développement des sporanges et des spores chez les Polypodiacées. - *Nuov. Gior. Bot. Ital.*, 4, 1, pp. 70-92.

TCHISTIAKOFF J. (1874 b). Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. Développement des sporanges et des spores chez les fougères. - *Ann. Sc. Nat.*, 19, pp. 219-286.

TRALAU H. (1969). The morphology of microspores of *Pilularia globulifera*. - *Grana Palynologica*, 9, 1-3, pp. 118-123.

VAN CAMPO M. (1950). Recherches sur la phylogénie des Abiétinées d'après leurs grains de pollen. - *Trav. Lab. forest. Toulouse*, 4, 1, pp. 1-183.

VAN CAMPO M. (1957). Palynologie africaine I. *Bull. de l'Ins. Fr. d'Afrique Noire*, 19, 3, pp. 659-678.

VAN CAMPO M. (1961). Mécanique aperturale. - *Grana Palynologica*, 2, 3, pp. 93-97.

VAN CAMPO M., BRONCKERS F., GUINET P. (1965). Palynologie africaine VI ; Apports de la microscopie électronique à la connaissance de la structure des grains de pollen acétolysés (essai critique). - *Bull. de l'Ins. Fr. d'Afrique Noire*, 27, 3, pp. 795-823.

VAN CAMPO M. (1971). Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes. - C. R. Acad. Sc. Paris, 272, pp. 2071-2074.

WATERKEYN L. (1967). Sur l'existence d'un "stade callosique", présenté par la paroi cellulaire, au cours de la cytocinèse. - C. R. Acad. Sc. Paris, 265, pp. 1792-1794.

WODEHOUSE R.P. (1959). Pollen grains. Their structure, identification and significane in science and medecine. - Hafner Publishing CO., New York, 574 p.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

GLOSSAIRE

AMAS SOUS-APERTURAL : Ensemble de matériaux de nature diverse rassemblés dans ou sous la base plus ou moins évasée de la fente aperturale, entre l'exospore interne et le plasmalemme tétraspóral ou la pseudo-endospore.

APERTURE : Différenciation locale de l'exospore, permettant l'ouverture de cette paroi au moment de la germination sporale. Chez les Filicinées, l'aperture, unique, est toujours située sur la face proximale des spores ; elle est soit triradiée (spores trilètes), soit rectiligne (spores monolètes).

ARETE SUS-APERTURALE : Saillie allongée surmontant le bourrelet apertural chez certaines espèces. Elle est constituée par le sommet du pli proximal (exospore interne) recouvert par une faible épaisseur d'exospore externe.

AXE POLAIRE : Droite joignant les deux pôles d'une spore (voir Fig. de texte 7, p. 249).

BILATERALE : Qualifie les spores monolètes, qui possèdent deux plans de symétrie perpendiculaires passant par l'axe des pôles. (voir Fig. de texte 7, p. 249).

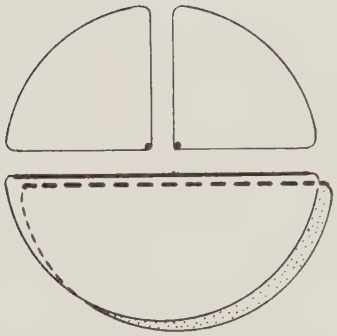
BLECHNOÏDE : Ce terme a été crée pour qualifier les exospores présentant une structure analogue à celle de l'exospore de *Blechnum spicant* : exospore formée de deux couches seulement, la couche externe constituant l'essentiel de l'épaisseur de la paroi et comportant dans sa partie profonde une "strate fissurée".

BOURRELET APERTURAL : Proéminence, plus ou moins accusée suivant les espèces, formée par l'exospore au niveau de l'aperture. Il est constitué par le pli proximal recouvert par l'exospore moyenne (quand elle existe) et par l'exospore externe.

CANAUX (de l'exospore externe) (C) : Perforations traversant la partie externe de l'exospore. Ces canaux mettent les alvéoles de l'exospore moyenne ou les cavités de la strate fissurée en relation avec le milieu extra-exosporal.

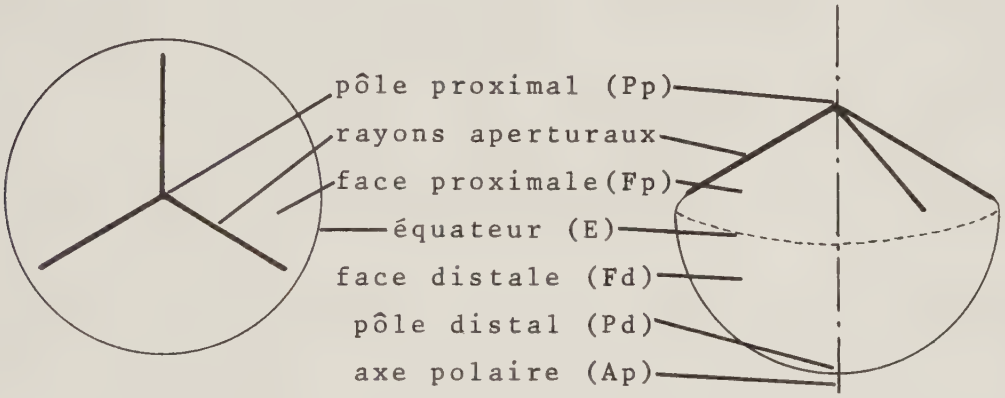
COUCHE (d'une paroi sporale) : Partie d'une paroi sporale (voir ce terme) présentant des caractères particuliers, du fait de sa structure ou de sa formation. Certaines couches comprennent plusieurs "strates" (voir ce terme).

Tétrade tétraédrique

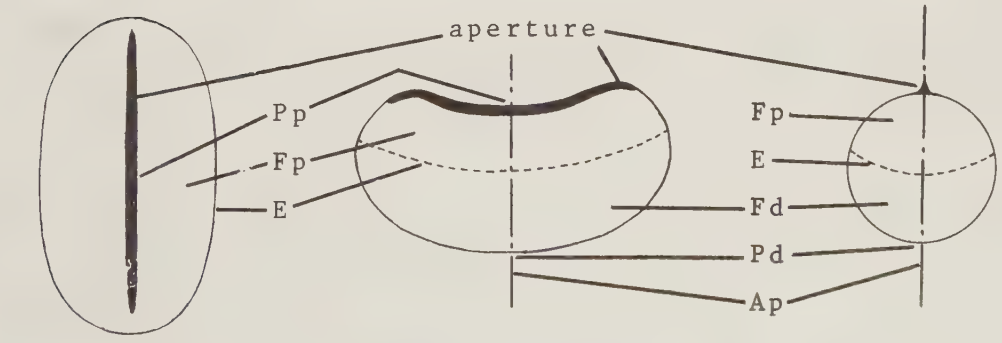


Tétrade décussée à angle droit

(Traits renforcés : arêtes de la face proximale des tétraspores)



Spore trilète (issue de tétrade tétraédrique)



Spore monolète (issue de tétrade décussée)

Fig. de texte 7.

COUCHE ALVEOLEE : Couche de l'exospore constituée initialement par des feuillets anastomosés entre eux et délimitant des alvéoles de taille variable. Le terme "alvéolé" a été préféré à "feuilleté", étant donné que, dans les exospores mûres, les feuillets sont souvent indiscernables alors que les alvéoles sont toujours visibles. (Voir "Exospore moyenne").

Ce terme ne saurait entraîner la moindre confusion avec la "structure alvéolaire" (Van Campo 1971) de l'ectexine des Gymnospermes (cf. note inframarginale, p. 41).

CRETE CYTOPLASMIQUE PROXIMALE (Cp) : Proéminence cytoplasmique qui se forme au niveau des arêtes de la face proximale des jeunes tétraspores (voir Fig. de texte 7), avant ou au cours de la différenciation des premiers éléments de l'exospore.

ECAILLES (dans la périspore de certaines Filicales) (Ec) : Eléments plus ou moins discoïdes qui se différencient dans la partie profonde de la périspore, à proximité de l'exospore. Ces écailles sont constituées par une membrane délimitant un très étroit espace clos apparemment vide.

ENDOSPORE (EN) : Paroi la plus interne des spores, en contact avec le cytoplasme sporal et se confondant avec les parois squelettiques élaborées par le gamétophyte après la germination sporale.

EQUATEUR (zone équatoriale) : Région des spores située dans un plan perpendiculaire à l'axe polaire et passant par le plus grand diamètre des spores. En surface, cette région correspond à la zone de contact entre la face proximale et la face distale des spores. Les spores de certaines espèces présentent une organisation particulière à ce niveau.

EXINE : Paroi principale des grains de pollen des Phanérogames.

EXOSPORE (E) : Paroi principale des spores. Elle est continue, acétorésistante, formée de couches accolées ; elle comporte une aperture nettement différenciée située sur la face proximale des spores.

EXOSPORE EXTERNE (Ee) : Couche externe de l'exospore, recouvrant complètement les -ou la- couches sous-jacentes. Cette couche constitue les éléments du relief superficiel des exospores ornementées ; elle est traversée par des canaux ou des fissures mettant les alvéoles de l'exospore moyenne ou (chez les Filicales à exospore blechnoïde) les perforations de la strate fissurée en relation avec le milieu extra-exosporal.

EXOSPORE INTERNE (Ei) : Couche interne de l'exospore. Chez les Filicinées, cette couche est parfaitement compacte et continue à la périphérie des spores ; elle constitue le pli proximal au niveau de l'aperture.

EXOSPORE MOYENNE (Em) : Cette couche recouvre complètement ou partiellement l'exospore interne des spores d'une partie des Filicinées. Constituée de feuillets anastomosés sur lesquels se sont déposées secondairement des substances voisines de celles qui composent l'exospore externe, elle renferme des alvéoles formant un réseau continu de cavités de petite taille.

FACE DISTALE : Partie des spores qui, dans la tétrade, est tournée vers l'extérieur de celle-ci. Le centre de cette face correspond au pôle distal (voir Fig. de texte 7, p. 249).

FACE PROXIMALE : Partie des spores qui, dans la tétrade, est tournée vers le centre de celle-ci. Le centre de cette face correspond au pôle proximal (voir Fig. de texte 7. p. 249). La face proximale de l'exospore porte l'aperture.

FENTE APERTURALE (Fa) : Fente délimitée par le pli proximal de l'exospore interne au niveau de l'aperture des spores des Filicinées.

FEUILLETS (de l'infrastructure de l'exospore) (F) : Eléments plus ou moins continus, étendus et anastomosés entre eux, épais de 100 à 500 A, provenant de l'épaississement des "membranes" (voir ce terme ; voir également p. 201) qui s'organisent autour des tétraspores nues.

INFRASTRUCTURE DE L'EXOSPORE : Ensemble plus ou moins complexe de feuillets constituant l'exospore interne et l'armature de l'exospore moyenne.

INTINE : Paroi interne des grains de pollen des Phanérogames. De nature essentiellement cellulosique, cette paroi s'évagine au moment de la germination des grains de pollen pour former la paroi du tube pollinique.

LISSE (exospore) : Ce terme qualifie dans cet exposé les exospores dont la surface externe est plane ou ne présente, hors de la région aperturale, que de très faibles dénivellations ; "lisse" est employé ici dans le sens des termes "lisse" et "scabre" de la Palynologie photonique (Ant. : ornementée).

LOGES TETRADIQUES (Lt) : Cavités délimitées plus ou moins précocement au cours de la sporogenèse par le tapis qui s'insinue entre les cellules-mères et les tétrades ; chaque loge tétradique renferme une seule tétrade.

MEMBRANES (Formation de l'infrastructure de l'exospore) : Nappes très fines formées de deux -parfois d'une seule- "pellicules" (voir ce terme) parallèles. Ces membranes s'épaississent progressivement par apport de substance au niveau de la plus interne des pellicules, se transformant de ce fait en "feuillets" (voir ce terme ; voir également p. 201).

MICROBACULES : Petits cylindres (ou tubes) en forme de bâtonnets, longs de 100 à 300 Å, dressés sur la périspore (Osmundales en particulier). "Microbacule" a été crée à partir du terme "bacule" qui désigne des éléments de même forme mais ayant des dimensions telles qu'ils peuvent être observés au moyen du microscope photonique.

MONOLETE : Ce terme qualifie les spores ayant une aperture (ou l'aperture elle-même) rectiligne. Ce type d'aperture caractérise les spores "bilatérales" (voir Fig. de texte 7, p. 249).

NODULES (No) : Eléments de forme variée constituant une partie importante de l'amas sous-apertural. Ils apparaissent au cours de la genèse de l'exospore, et présentent des propriétés identiques à celles des substances formant l'exospore interne.

ORNEMENTEE (exospore) : Ce terme qualifie une exospore présentant des dénivellations superficielles observables au moyen du microscope photonique, quelles que soient leur forme et leur disposition (Ant : "lisse").

PAROI SPECIALE (Ps) : Paroi, de nature mucilagineuse (Waterkeyn 1967) chez les espèces étudiées, qui entoure chaque tétrade et isole entre elles les quatre tétraspores de chaque tétrade.

PAROI SPORALE : Partie fondamentale de l'enveloppe sporale, présentant un certain nombre de caractères propres qui la distinguent des autres parties de cette enveloppe. Les spores des Filicinées ont au total quatre parois : périspore, exospore, pseudo-endospore, endospore. Certaines parois comprennent plusieurs "couches" (voir ce terme) distinctes.

PELLICULES (Formation de l'infrastructure de l'exospore) : Premiers éléments organisés de l'exospore des Filicinées. Les pellicules constituent les "membranes" qui se transforment progressivement en "feuillets" (voir ces termes ; voir également p. 201).

PERISPORE (P) : Paroi sporale se formant à l'extérieur de l'exospore ; généralement acéto-résistante, elle est plus ou moins complexe et plus ou moins solidaire de l'exospore suivant les espèces.

PLI PROXIMAL : Repli saillant et étroit de l'exospore interne au niveau de l'aperture des spores des Filicinées.

POLES : Les spores ont deux pôles : le "pôle proximal" qui correspond au point de la surface sporale le plus proche du centre de la tétrade ; le "pôle distal" qui se situe à l'opposé du précédent (voir Fig. de texte 7, p. 249).

PSEUDO-ENDOSPORE (PE) : Paroi qui se constitue à l'intérieur de l'exospore soit au cours des derniers stades de la sporogenèse, soit lors des premières phases de la germination sporale.

RAYON APERTURAL : L'une des trois parties de l'aperture des spores trilètes. Chaque rayon apertural possède une "extrémité polaire" (au point de rencontre des trois rayons aperturaux, c'est à dire au pôle proximal) et une "extrémité latérale" (qui se situe généralement près de la région équatoriale).

SPORE : Ce terme n'est appliqué ici qu'aux "spores" mûres ou en fin de maturation (à partir du moment où l'exospore est formée).

SPORODERME : Ensemble des paroi d'une spore ou d'un grain de pollen.

STRATE (d'une couche de paroi sporale) : Partie d'une couche de paroi (exospore en particulier) présentant quelques particularités morphogénétiques, physiques ou chimiques qui la distinguent des autres parties de la couche considérée.

STRATE FISSUREE : Partie profonde de l'exospore externe des spores de Filicales à exospore blechnoïde. Du fait de son mode de formation particulier, cette strate renferme un réseau dense de canalicules et de très fines fissures.

TAPIS (T) : Ce terme est réservé au tissu plasmodial qui enveloppe le tissu sporogène chez les diverses Filicinées isosporées étudiées.

TETRADE : Ensemble des éléments issus de chaque cellule-mère des spores : chaque tétrade comprend quatre tétraspores et la paroi (paroi spéciale) qui les enveloppe.

TETRAEDRIQUE : Qualifie les spores issues de tétrades tétraédriques et ayant une aperture trilète (voir Fig. de texte 7, p. 249).

TETRASPORE : L'une des quatre cellules contenues dans une tétrade après la fin de la cytocinèse de la cellule-mère. A la fin de la sporogenèse, chaque tétraspore devient une "spore".

TRILETE : Ce terme qualifié les spores ayant une aperture (ou l'aperture elle-même) formée de trois rayons convergeant au pôle proximal. Ce type d'aperture caractérise les spores tétraédriques (voir Fig. de texte 7, p. 249).

VESICULES EXTRA-CELLULAIRES (Ve) : Vésicules de petite taille, généralement plaquées contre la face externe du plasmalemme de certaines cellules (tétraspores en particulier), et limitées par une membrane analogue au plasmalemme ou plus fine que ce dernier.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

INDEX ALPHABETIQUE DES ESPECES CITEES

(Les pages indiquées en chiffres italiques se rapportent aux descriptions de la structure sporale chez les espèces concernées).

Adiantum capillus-veneris : *155-156* ; P1.47.
Anemia phyllitidis : *142-143*, 144, 178, 209 ; P1.40.
Angiopteris hypoleuca : *62-64*, 219, 223, 225, 228, 229 ; P1.15.
Angiopteris longifolia : 12.
Asplenium adiantum-nigrum : 17.
Asplenium trichomanes : *161-162* ; P1.50.
Athyrium alpestre : *158-161*, 220 ; P1.49.
Athyrium filix-femina : *158-161*, 226 ; P1.49.

Blechnum spicant : 3, 17, 18, 24, 102 ; Genèse : 104-129 ; Structure : *130-141* ; citations fréquentes en Ch. V et VI ; P1.29 à 39.
Botrychium lunaria : *61-62* ; P1.14.

Cheilanthes odora : *156-157*, 178, 221, 222 ; P1.48.
Cibotium glaucum : *149-150* ; P1.44.
Cyathea cooperi : *151-152* ; P1.45.
Cyathea medullaris : *151-152* ; P1.45.
Cystopteris fragilis : *158-161*, 220, 222 ; P1.49.

Davallia divaricata : *158* ; P1.46.
Dennstaedtia bipinnata : *152-153*, 190, 222 ; P1.46.
Dicksonia antarctica : *149-150* ; P1.44.
Dicksonia sellowiana : *149-150* ; P1.44.
Dryopteris filix-mas : 14.

Equisetum maximum : 2.

Gleichenia bankrostii : *145-147* ; Pl.42-43.
Gleichenia oceanica : *147-148* ; Pl.43.
Gleichenia sp. : citations fréquentes en Ch. VI.

Isoetes sp. : 22.

Leptopteris fraseri : *101-103* ; Pl.28.
Leptopteris hymenophylloides : 101-103.
Leptopteris superba : 101-103.
Lygodium japonicum : *143-144*, 145, 220 ; Pl.41.

Marattia fraxinea : *64-65*, 219, 225 ; Pl.16.
Marsilea pubescens : 164.
Matteuccia struthiopteris : 17 ; *Onoclea struth.* : 14.

Ophioglossum lusitanicum : *60-61* ; Pl.14.
Ophioglossum vulgatum : 3, 24,; Genèse : 28-53 ; Structure : *53-60* ; citations fréquentes en Ch. III, IV, V, VI ; Pl.1 à 13.
Osmunda regalis : 3, 18, 24 ; Genèse : 66-88 ; Structure : *89-101* ; citations fréquentes en Ch. IV, V, VI ; Pl.17 à 27.

Pilularia globulifera : *163-165* ; Pl.51.
Polypodium serratum : *162-163*, 209, 228 ; Pl.51.
Pteridium aquilinum : *156*, 228 ; Pl.48.
Pteris longifolia : *153-155*, 190, 217, 230 ; Pl.47.

Scolopendrium vulgare : 12, *161-162*, 217, 218, 220, 221 ; Pl.50.
Selaginella denticulata et *S. spinosa* : 22, 199.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

TABLE DES PLANCHES HORS-TEXTE

(Sauf indications contraires, les planches représentent des sections de spores mûres non acétolysées).

Planches :

1 à 13 : *Ophioglossum vulgatum*. (1-2 : tétraspores nues ; 3-7 : édification de l'infrastructure feuilletée de l'exospore et du pli proximal ; 8-11 : formation des parties externes de l'exospore ; 11-12 : formation de la périspore et de la pseudo-endospore ; 13 : spores mûres acétolysées).

14 : *Ophioglossum lusitanicum* (Fig. 1-3) ; *Botrychium lunaria* (Fig.4-5).

15 : *Angiopteris hypoleuca*.

16 : *Marattia fraxinea*.

17 à 27 : *Osmunda regalis*. (17-18 : tétraspores nues ; 19-21 : édification de l'infrastructure feuilletée de l'exospore et du pli proximal ; 22-24 : formation des parties externes de l'exospore ; 24-25 : formation de la périspore et de la pseudo-endospore, spores mûres ; 26 : clichés réalisés au microscope à balayage et spores mûres acétolysées ; 27 : Spores germées).

28 : *Leptopteris fraseri*.

29 à 39 : *Blechnum spicant*. (29-30 : tétraspores nues, formation de la crête cytoplasmique proximale ; 31 : édification de l'infrastructure feuilletée de l'exospore et du pli proximal ; 32-34 : formation des parties externes de l'exospore ; 35-37 : formation de la périspore, spores mûres ; 38 : cliché réalisé au microscope à balayage et spores mûres acétolysées ; 39 : spores germées).

40 : *Anemia phyllitidis*.

41 : *Lygodium japonicum*.

42 : *Gleichenia bankrostii.*

43 : *Gleichenia bankrostii* (Fig.1) ; *Gleichenia oceanica* (Fig.2-5).

44 : *Dicksonia sellowiana* (Fig.1-2) ; *Dicksonia antarctica* (Fig.3); *Cibotium glaucum* (Fig.4-5).

45 : *Cyathea medullaris*, (Fig.1-2) ; *Cyathea cooperi* (Fig.3-4).

46 : *Dennstaedtia bipinnata* (Fig.1-2) ; *Davallia divaricata* (Fig. 3-5).

47 : *Pteris longifolia* (Fig.1-2 : spores mûres ; fig.3-5 : stades de la morphogenèse sporale) ; *Adiantum capillus-veneris* (Fig.6 : spore mûre ; fig.7-8 : stades de la morphogenèse sporale).

48 : *Pteridium aquilinum* (Fig.1 : spore mûre ; fig.2 : spore mûre acétolysée) ; *Cheilanthes odora* : (Fig.3-5).

49 : *Athyrium filix-femina* (Fig.1-2) ; *Athyrium alpestre* (Fig.3-4); *Cystopteris fragilis* (Fig.5).

50 : *Scolopendrium vulgare* (Fig.1-2) ; *Asplenium trichomanes* (Fig.3-5).

51 : *Polypodium serratum* (Fig.1-2) ; *Pilularia globulifera* (Fig.3-5).

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

PLANCHES HORS-TEXTE

(Planches numérotées 1 à 51,
non foliotées, accompagnées
de leurs légendes)

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

PRINCIPALES ABREVIATIONS

A : amidon
C : canaux et cavités des exospores externe et moyenne
Ca : cavités de la paroi spéciale et leur membranes (*Ophioglossum*)
Cp : crête proximale
Cy : cytoplasme
D : dictyosomes
Dd : dépôts denses sur le plasmalemme des tétraspores et du tapis (*Ophioglossum*)
E : exospore
Ec : écailles de la couche interne de la périspore (Filicales)
Ee : exospore externe
Ei : " " interne
Em : " " moyenne
EN : endospore (spores d'*Osmunda et Blechnum* germées)
F : feuillets de l'exospore moyenne
Fa : fente aperturale
L : globules lipidiques
Lt : loge tétradique
M : mitochondries
Me : épaississements en ménisques (*Ophioglossum*)
Mn : membrane nucléaire
Ms : paroi du tapis (membranes squelettiques)
N : noyau
No : nodules occupant la base de la fente aperturale
Nu : nucléole
P : périspore
Pc : contenu des vésicules de cytocinèse des plaques cellulaires des cellules-mères des spores
Pe : plasmalemme (pellicule ectoplasmique)
PE : pseudo-endospore
Pl : plastes
Pp : pôle proximal des spores
Ps : paroi spéciale
R : subtances de réserve des spores mûres
Re : reticulum endoplasmique
Sg : sphéroïde granuleux
Sp : spore, tétraspore
T : tapis
V : vacuole
Ve : vésicules extra-cellulaires
Vg : vésicules golgiennes

Le nombre (10, 2, 1, 0,5 ou 0,2) accompagnant le trait porté par chaque figure indique la valeur en microns du trait correspondant.

:-:-:-:-:-:-:-:-:-:-:

PLANCHE 1

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

Fig. 1 : Tétraspore fixée quelque temps aprés la fin de la cytocinése de la cellule-mère. Le noyau volumineux qui s'était reconstitué près de la face dorsale de la tétraspore s'est déplacé vers la zone proximale. De petites masses d'une substance très dense sont dispersées à la fois sur la surface de la tétraspore et contre le plasmalemme du tapis (flèches). x 6.000.

Fig. 2 : Même stade - Détail de la surface d'une tétraspore portant un amas de vésicules extra-cellulaires. Ces vésicules (Ve) sont limitées par une membrane tripartite analogue au plasmalemme. Il semble qu'elles se forment à partir de petites évaginations du plasmalemme qui s'étranglent et se séparent du hyaloplasme. L'extrémité d'élèments figurès -appartenant peut-être au reticulum endoplasmique- pénètrent dans certaines évaginations et sont isolées à l'intérieur des vésicules (flèches). x 50.000.

Fig. 3 : Même stade - Surface d'une tétraspore, au voisinage du pôle proximal. Le plasmalemme est bordé intérieurement par un étroit liseré du hyaloplasme dense (flèches).
Deux petites masses de substance sombre (Dd) sont accolées au plasmalemme. x 50.000.

Fig. 4 : Portion de tétraspore au même stade. Un dictyosome produit d'abondantes vésicules au contenu granuleux. Un "spheroïde granuleux" (Sg), proche du noyau, a été sectionné dans sa partie médiane ; il est dépourvu de membrane limitante. Il est accompagné de quelques globules plus denses. x 35.000.

PLANCHE 1

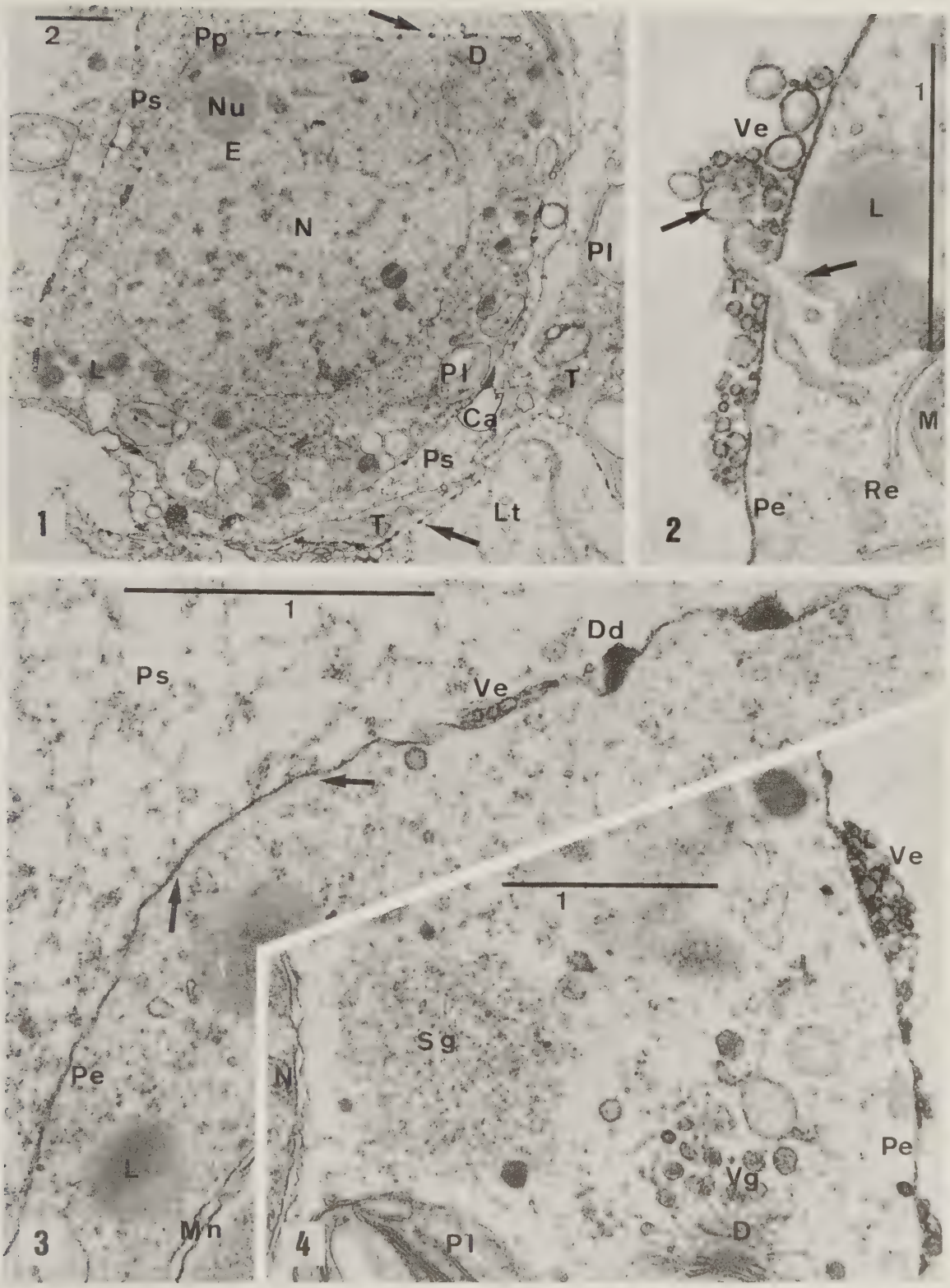

2
Pp
D
Ps
Nu
E
N
Pl
L
Pl
T
Ca
Ps
T
Lt
1
1
Ve
L
M
Pe
Re
2
1
Dd
Ps
Ve
Ve
1
Sg
N
Pe
L
Vg
Pe
Mn
D
3
4
Pl

PLANCHE 2

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

Fig. 1 : Tapis prés d'une jeune tétrade.
Le reticulum endoplasmique rugueux (Re) est moyennement abondant. Les dictyosomes (D) produisent des vésicules à contenu clair qui atteignent une grande taille et se confondent avec les petites vacuoles du tapis.

Les mitochondries (M), nombreuses, souvent cupuliformes, possédent des crêtes abondantes.
La paroi spéciale (Ps) contient des grandes cavités au contenu trés clair (Ca). x 25.000.

Fig. 2 : Même stade, paroi du tapis et tapis.
Le diverticule de la paroi squelettique (Div) correspond à une paroi avortée, formée au moment de la multiplication des noyaux du tapis.
Le plasmalemme du tapis porte de nombreux globules de substance sombre (Dd) analogues à ceux qui se trouvent contre le plasmalemme des tétraspores. x 25.000.

PLANCHE 2

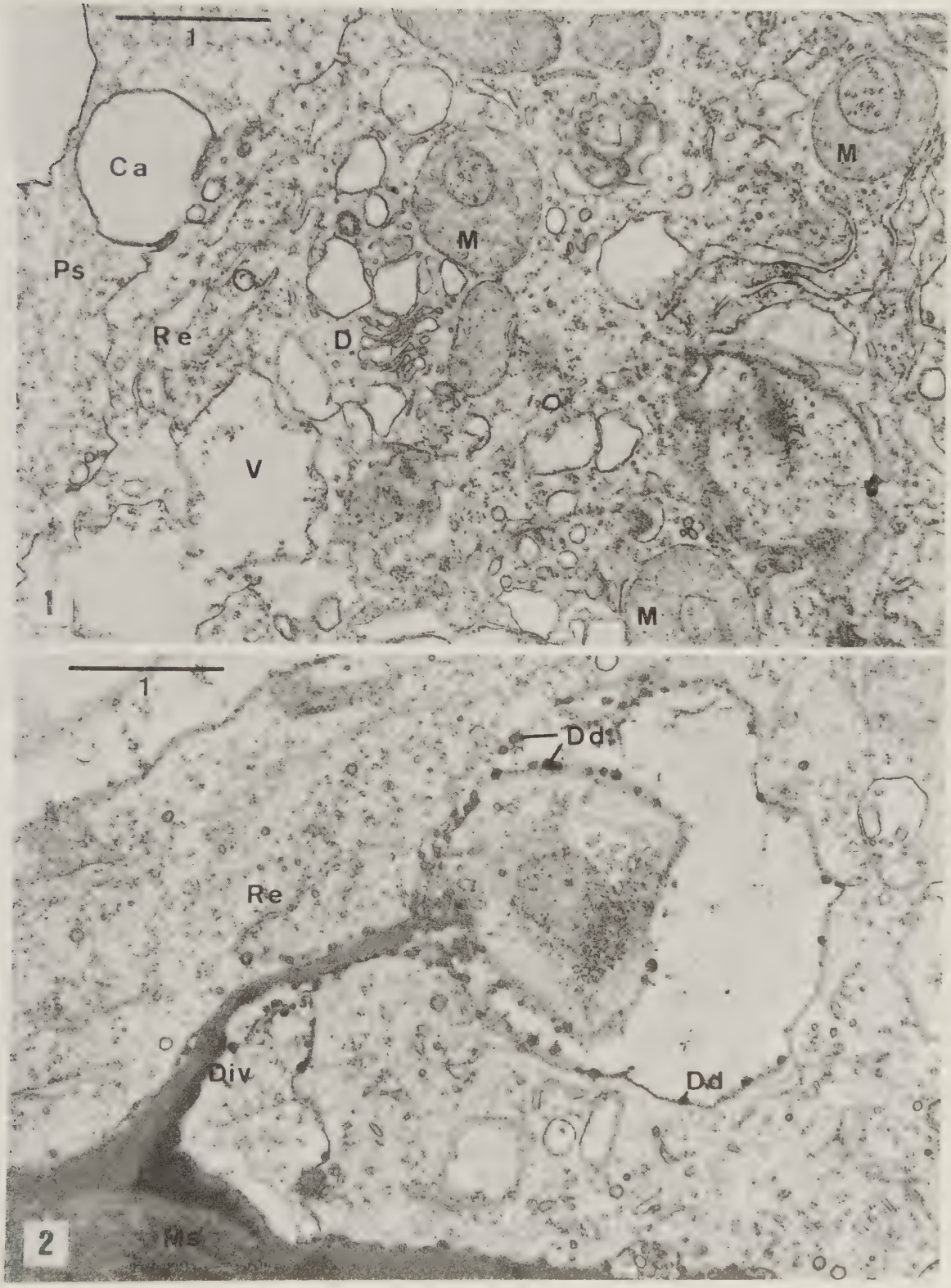


PLANCHE 3

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Formaldéhyde / OsO4.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

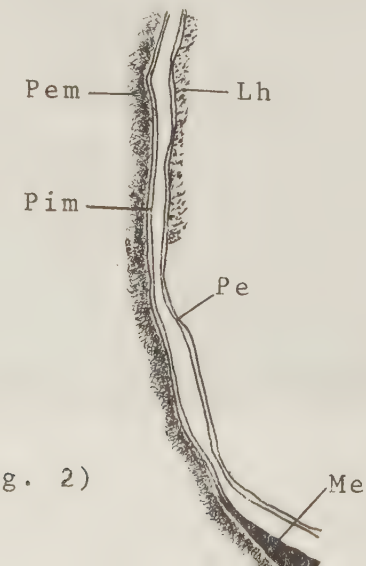
Fig. 1 : Tétraspore fixée au moment de la mise en place des premiers éléments de l'exospore. Le matériel granulo-fibrillaire de la paroi spéciale disparaît progressivement ; les résidus de la plaque cellulaire (Pc) sont conservés. La crête cytoplasmique proximale (Cp) des tétraspores se dessine. x 5.000.

Fig. 2 : Même stade, détail du sommet de la crête proximale. Le liseré (Lh) bordant intérieurement le plasmalemme est très dense. La structure tripartite de la pellicule interne de la membrane qui recouvre cette région est nette (flèches). x 105.000.

- Schéma du rebord du sommet de la crête proximale. Lh = liseré hyaloplasmique ; Me = ménisque (au-delà du sommet de la crête) ; Pe = plasmalemme ; Pem = pellicule externe de la membrane ; Pim = pellicule interne de la membrane.

Fig. 3 : Même stade, sommet de la crête proximale. La membrane bipelliculaire est très régulière en face de la région du plasmalemme bordée par le liseré hyaloplasmique (Lh). De part et d'autre de cette zone, des épaississements en forme de ménisques (Me) se constituent contre la pellicule interne de la membrane, au niveau de dépressions du plasmalemme tétrasporal. x 50.000.

Fig. 4 : Même stade, face proximale de tétraspore. La structure tripartite de la pellicule interne est visible en un point où le dépôt de substance fortement contrastée ne fait que débuter (petite flèche). Un diverticule de la membrane s'enfonce entre un ménisque et le plasmalemme (grande flèche). x 50.000.



(Fig. 2)

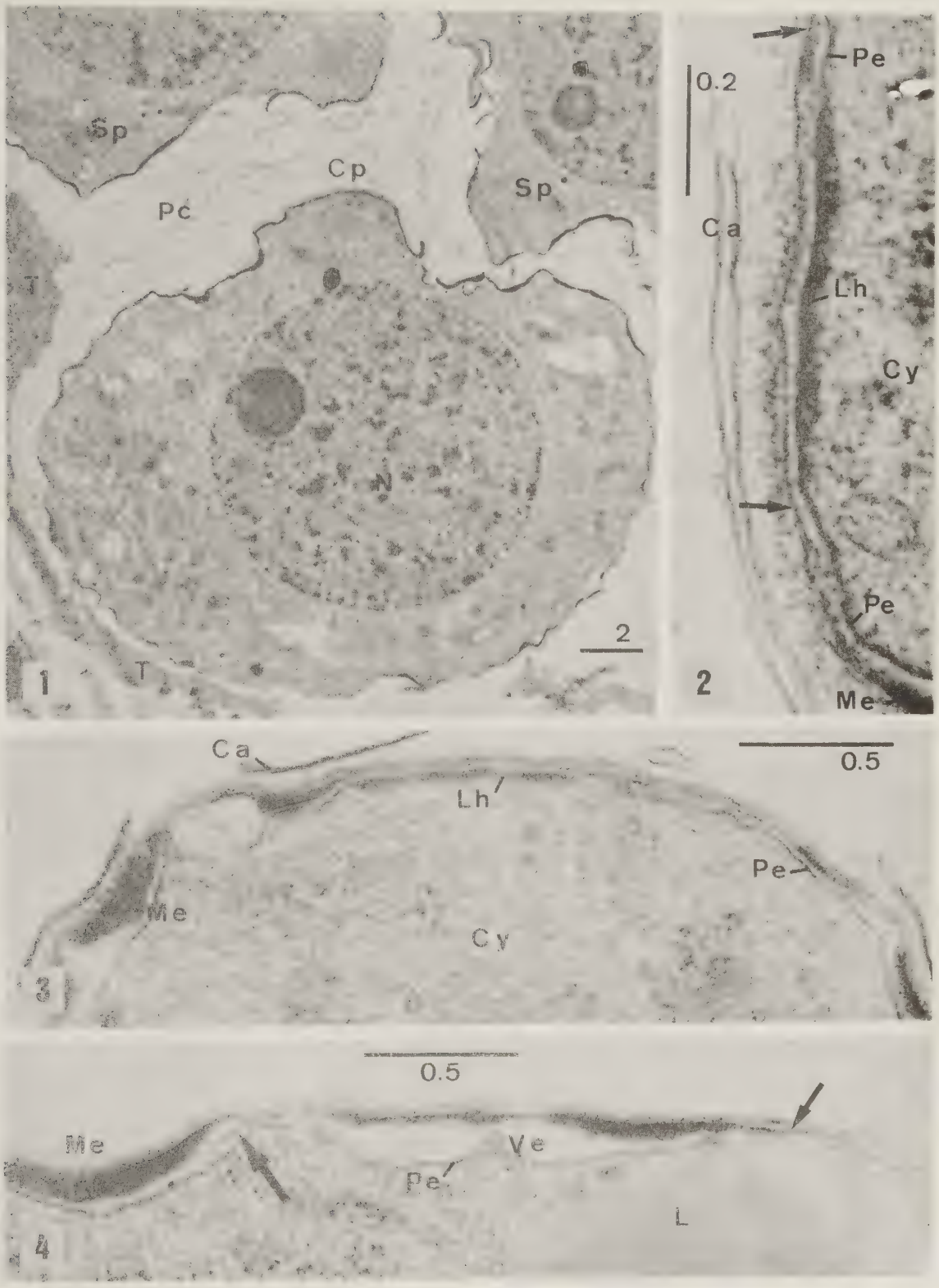

Sp
Cp
Pc
Sp
T
N
2
1
T
0.2
Pe
Ca
Lh
Cy
Pe
2
Me
Ca
Lh
0.5
Pe
Me
Cy
3
0.5
Me
Ve
Pe
L
4

PLANCHE 4

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

Fig. 1 : Crête cytoplasmique de tétraspore un peu plus âgée. Les épaississements en ménisques s'étendent et se rejoignent. La membrane présente des interruptions de part et d'autre du sommet de la crête. L'une des extrémités libres se redresse plus ou moins ; l'autre extrémité s'étend en dessous de la première (flèches). x 25.000.

Fig. 2 : Membrane en cours de formation sur la face distale d'une tétraspore jeune. La pellicule externe de la membrane semble s'organiser en premier (flèche). Des vésicules extra-cellulaires (Ve) sont emprisonnées entre le plasmalemme tétrasporal et le feuillet en formation. x 50.000.

Fig. 3 : Zone distale de tétraspore fixée au même stade que la tétraspore représentée sur la figure 1.

Les deux pellicules de la membrane sont continues. Les dépôts en forme de ménisques, qui se constituent en face de petites dépressions du plasmalemme, sont encore distincts les uns des autres. x 40.000.

Fig. 4 : Même stade, portion du protoplasme tétrasporal. L'activité des dictyosomes semble s'être modifiée (comparer avec la fig. 4 de la Pl.1). Les vésicules golgiennes sont relativement petites et peu nombreuses. Elles renferment souvent, sur un fond clair, une sorte de petite aiguille qui paraît parfois traverser la paroi de la vésicule. Un sphéroïde granuleux (Sg) est visible à quelque distance de la membrane nucléaire. x 35.000.

Fig. 5 : Tapis en bordure d'une loge tétradique. Certaines plages du tapis, telle celle figurée ici, sont très riches en reticulum endoplasmique rugueux et en ribosomes libres. Les dictyosomes (D) comprennent parfois un très grand nombre de saccules. Des vésicules d'assez grande taille viennent se raccorder au plasmalemme et déversent leur contenu dans les loges tétradiques (flèche). x 25.000.

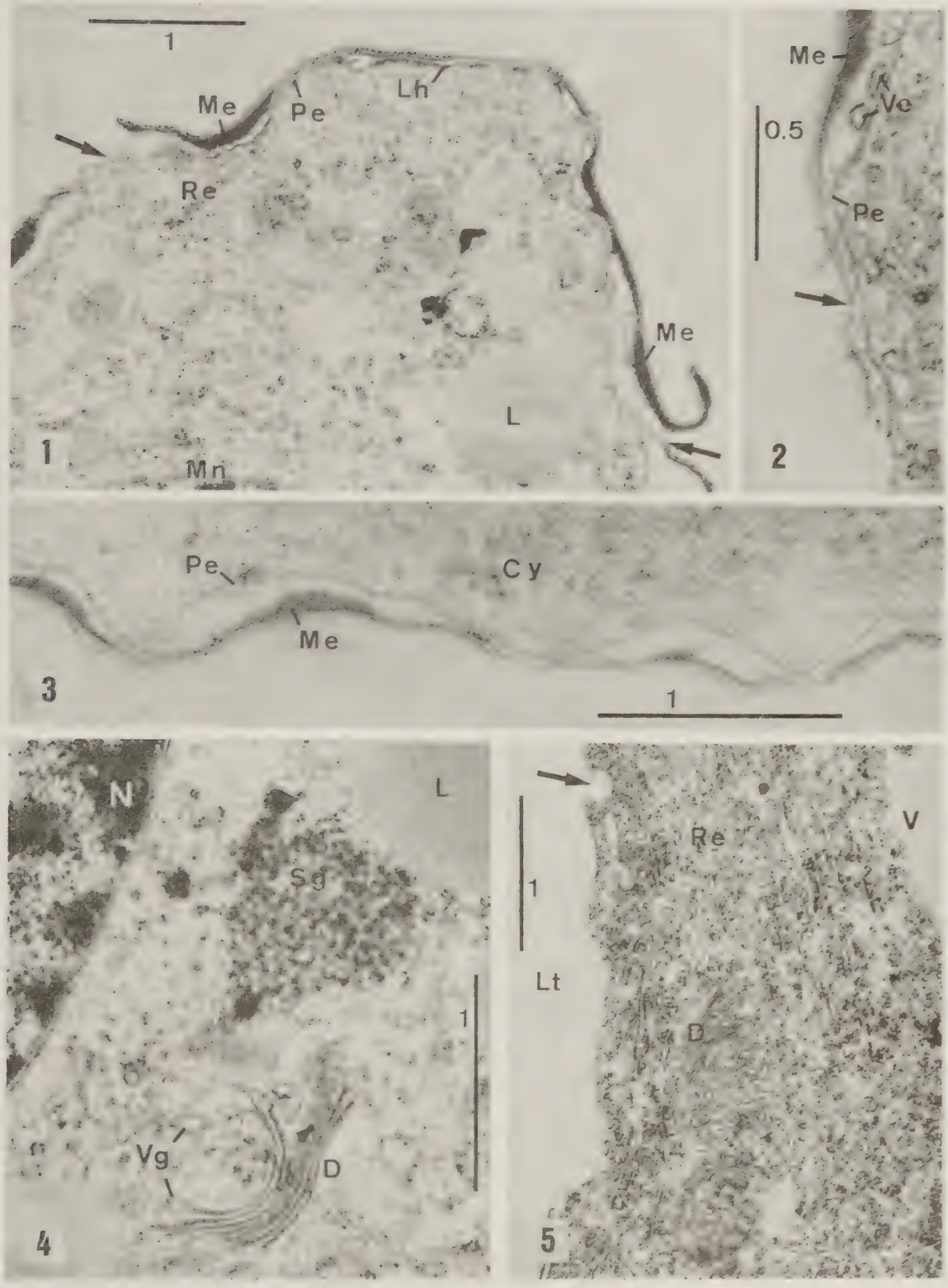

1
Me
Pe
Lh
Re
Me
L
Mn
1
Me
Ve
0.5
Pe
2
Pe
Cy
Me
3
1
N
L
Sg
1
Vg
D
4
Re
V
1
Lt
D
5

PLANCHE 5

Ophioglossum vulgatum

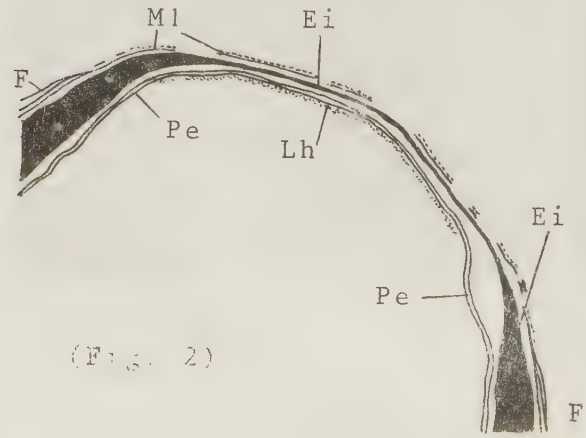
Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

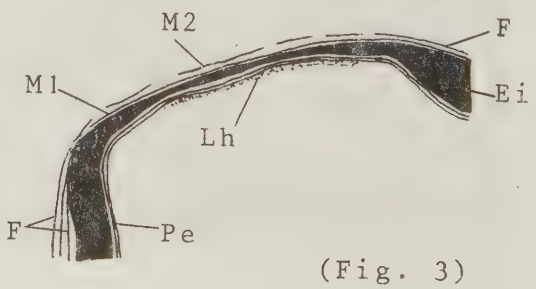
Fig. 1 : Tétraspore fixée peu de temps avant la mise en place du pli proximal. La crête cytoplasmique proximale (Cp) devient plus étroite. La tétraspore est enveloppée par la couche interne de l'exospore (Ei), déjà relativement épaisse sauf au niveau du sommet de la crête proximale. A l'exception de cette zone particulière, la couche interne est elle-même recouverte par plusieurs feuillets anastomosés, (F), plus nombreux et plus lâches de part et d'autre de la crête. Ces feuillets, hormis le feuillet superficiel, portent de petites verrues sombres. x 7.500.

Fig. 2 : Sommet de la crête proximale. La couche interne (Ei) est très fine en face de la portion de plasmalemme bordée par le liseré hyaloplasmique. Elle est partiellement recouverte par une membrane (flèche) qui, en s'étendant, rejoindra les extrémités effilées des feuillets latéraux. x 75.000.
Schéma : Ei = couche interne ; F = extrémités de feuillets latéraux ; Lh = liseré hyaloplasmique ; M1 = membrane en formation ; Pe = plasmalemme.

Fig. 3 : Sommet de la crête proximale.
La couche interne, légèrement épaissie, est recouverte par un feuillet continu très fin, raccordé aux feuillets latéraux et ± soudé à la couche interne. Ce feuillet est lui-même recouvert par les fragments d'une nouvelle membrane (flèche) en cours de formation. x 60.000.
Schéma : Ei = couche interne ; F = extrémités des feuillets latéraux ; Lh = liseré hyaloplasmique. M1 = première membrane formée devenue un fin feuillet continu : M2 = deuxième membrane en formation ; Pe = plasmalemme.



(Fig. 2)



(Fig. 3)

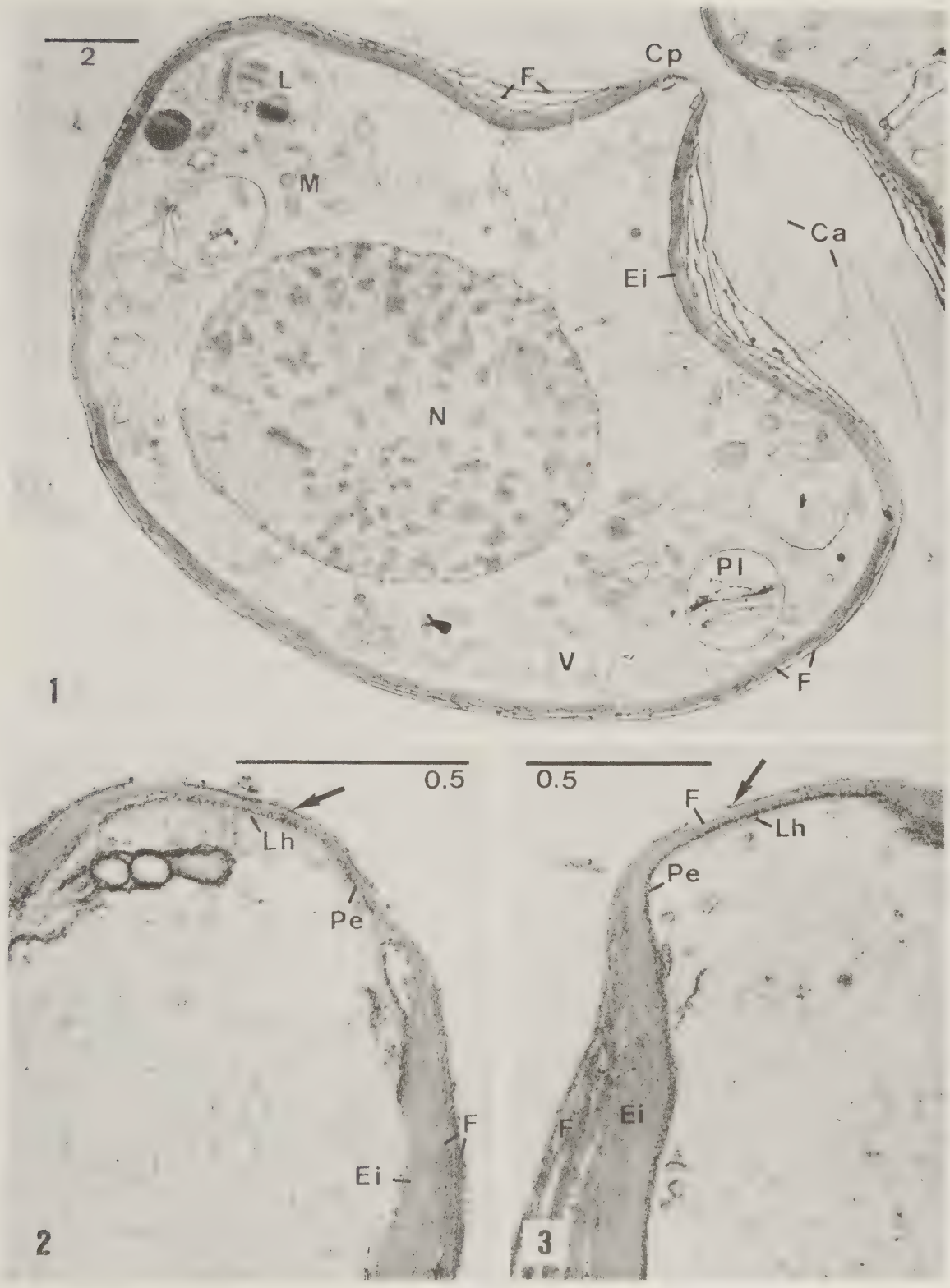

2
L
F
Cp
M
Ca
Ei
N
Pl
V
F
1
0.5
Lh
Pe
F
Ei
2
0.5
F
Lh
Pe
F
Ei
3

PLANCHE 6

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

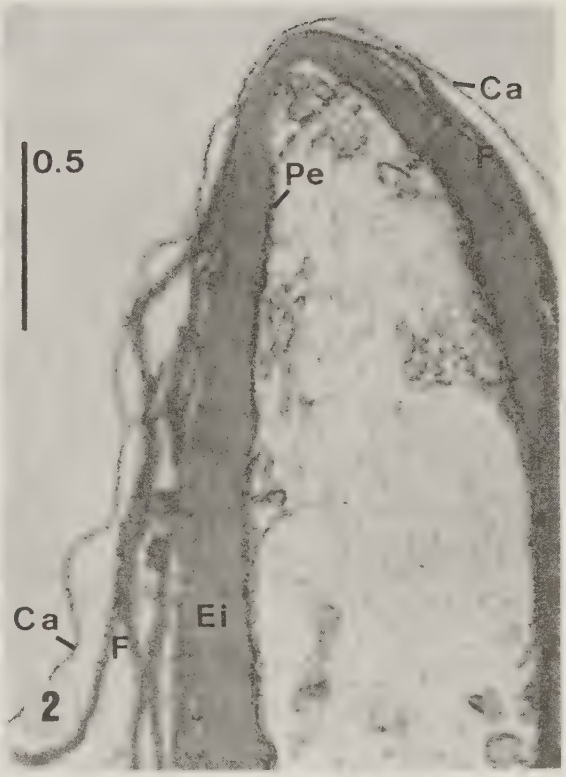
Fig. 1 : Sommet de la crête proximale. Le premier feuillet formé au dessus de la couche interne est presque confondu avec cette dernière. Il est recouvert par plusieurs pellicules raccordées aux feuillets latéraux. Une pellicule rattachée au feuillet superficiel s'organise sur le flanc droit de la crête (petite flèche). Une trés fine ligne claire partage longitudinalement l'un des feuillets (grande flèche) : elle représente vraisemblablement un vestige de la structure tripartite de la pellicule initiale. x 75.000.

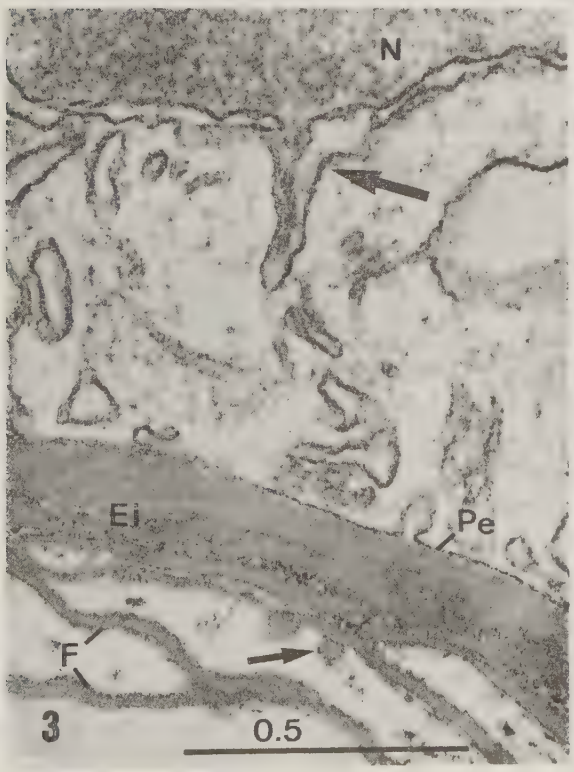
Fig. 2 : Sommet de la crête proximale. On distingue encore la ligne de suture de la couche interne de l'exospore et d'un feuillet. Deux feuillets trés fins en continuité avec les feuillets latéraux superficiels recouvrent le sommet de la crête. Sur le côté gauche de celle-ci, le feuillet superficiel est interrompu et redressé (bas de la figure). Le cytoplasme commence son retrait alors que la crête proximale est devenue trés étroite. x 50.000.

Fig. 3 : Face distale de tétraspore. La paroi présente une partie profonde homogène et une partie superficielle formée de feuillets. Les feuillets internes fusionnent avec la partie profonde et vont se confondre avec elle pour constituer la couche interne de l'exospore. Les feuillets périphériques sont bordés extérieurement, de façon plus ou moins régulière, par une ligne granuleuse ; un étroit espace clair sépare feuillets et lignes granuleuses. En continuité avec la ligne granuleuse, on trouve des verrues hémisphériques (petite flèche) réparties sur les différents feuillets à l'exception du feuillet superficiel.
A ce stade, la membrane nucléaire présente fréquemment des évaginations tubulaires qui se prolongent jusqu'au plasmalemme tétrasporal. Ces évaginations sont constituées tantôt par la seule couche externe de la membrane nucléaire, tantôt par les deux couches de cette membrane disposées en tubes concentriques (grande flèche). x 75.000.

Fig. 4 : Même stade, paroi du tapis, Un dépôt de matériel (flèches) se produit dès ce stade sur la paroi squelettique séparant le tapis des cellules périphériques, en particulier sur les diverticules de paroi avortés (Div) qui s'enfoncent dans le tapis. x 25.000.

Pe
0.5
Ei
F
1


Ca
0.5
Pe
Ca
F
Ei
2


N
Ei
Pe
F
3
0.5

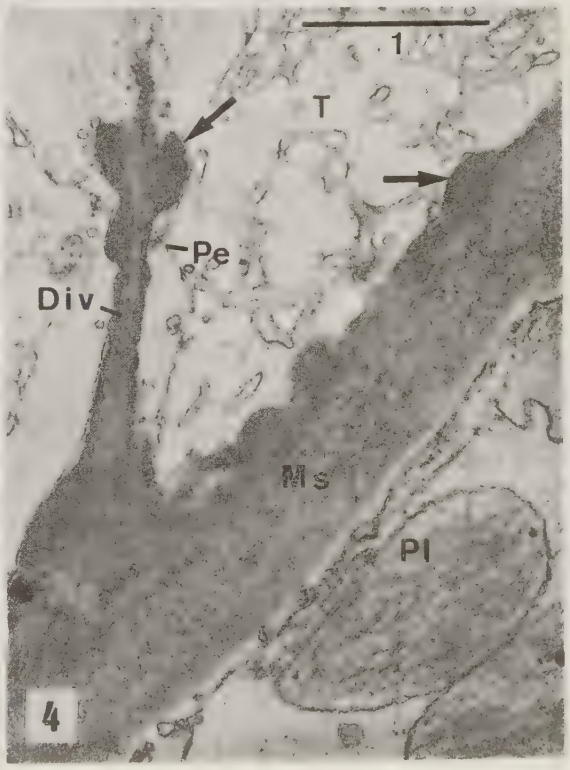

1
T
Pe
Div
Ms
Pl
4

PLANCHE 7

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

Fig. 1 : Tétraspore fixée au moment du retrait du cytoplasme hors du pli proximal. Le matériel granulo-fibrillaire qui occupe maintenant la loge tétradique est resté en place, alors que la tétraspore s'est contractée au cours de la préparation. Des éléments du même matériel sont restés emprisonnés entre les feuillets de la paroi sporale. La face distale de la tétraspore est légèrement plissée. A partir de ce stade, il ne se formera plus de nouveaux feuillets. De part et d'autre du pli proximal, les extrémités libres du feuillet superficiel portent des épaississements plus ou moins importants (flèches). Des verrues sont disséminées sur les feuillets libres, à l'exception du feuillet superficiel. x 7.500.

Fig. 2 : Pli proximal en cours de mise en place. Le cytoplasme a abandonné le sommet du pli où demeurent seules quelques petites vésicules. Les divers éléments de la paroi, couche interne et feuillets, sont presque confondus au sommet du pli. L'origine pluristrate de la couche interne se devine sur les côtés du pli (flèches). Au bas et à droite de la figure, on peut voir l'un des gros épaississements portés par le feuillet superficiel, et la fine ligne claire qui les sépare l'un de l'autre. x 40.000.

Fig. 3 : Même stade, tapis entre deux loges tétradiques (Lt). Une expansion du tapis se développe en face de l'espace séparant deux tétraspores d'une tétrade. Le tapis est riche en reticulum endoplasmique et en dictyosomes. Des vésicules au contenu clair ou finement granuleux viennent se raccorder au plasmalemme et s'ouvrent vers les loges tétradiques (flèche).
Bien que non visibles sur cette coupe, les mitochondries sont nombreuses dans le tapis ; des plastes contenant un ou plusieurs grains d'amidon sont également fréquents. x 20.000.

1
2
F
Nu
Pl
D
N
Ei
L
F
Pe
Ei
Cy
2
0.5
1
Lt
Pe
D
Re
Lt
3

PLANCHE 8

Ophioglossum vulgatum

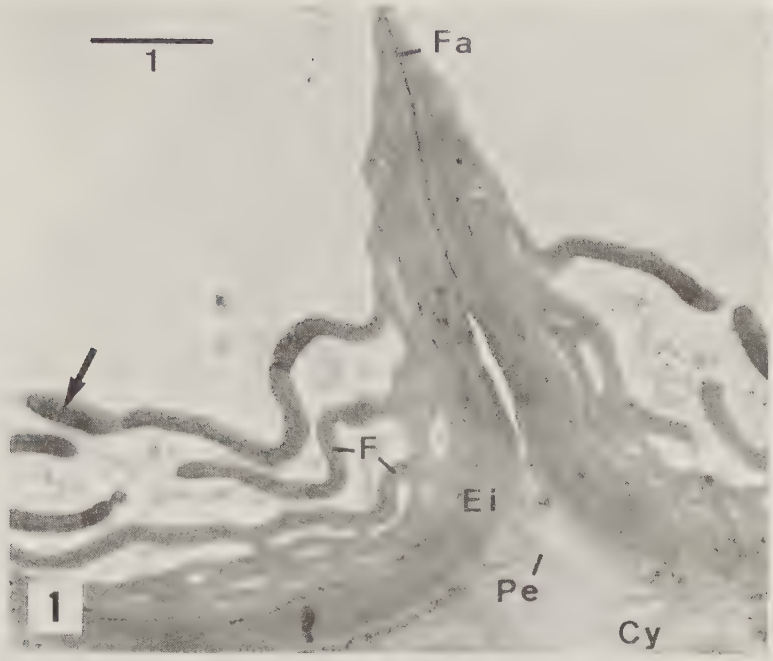
Fixateurs : Formaldéhyde / OsO4.

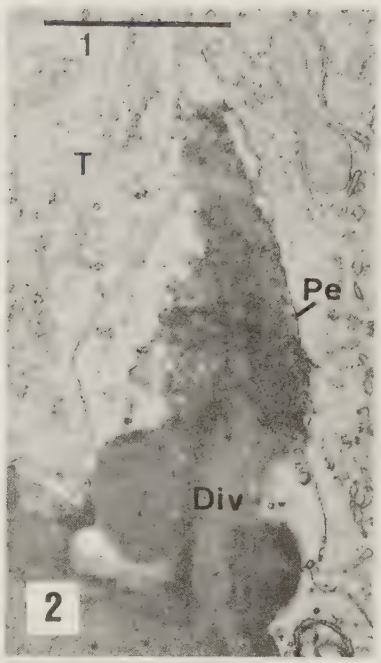
Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Pli proximal et portion de face proximale. Le pli proximal délimite une fente trés étroite (fente aperturale, Fa) de laquelle le cytoplasme s'est complétement retiré (l'élargissement de la partie inférieure de la fente résulte d'un artefact : une déchirure s'est produit à ce niveau lors de la confection de la section). La couche interne de l'exospore s'est épaissie. Un nouveau dépôt se produit sur les deux faces des feuillets, enrobant également les épaississements locaux du feuillet superficiel (flèche). x 16.000.

Fig. 2 : Même stade, diverticule (Div) de la paroi du tapis. Le dépôt sur la paroi squelettique entourant le tapis se poursuit. Il est particulièrement important sur les diverticules avortés. Le matériel mis en place présente souvent un aspect spongieux. x 25.000.

Fig. 3 : Tétraspore légèrement plus âgée, pli proximal. La couche interne paraît tout à fait homogène. A sa superficie, les feuillets les plus internes forment un ensemble plus ou moins compact. Les espaces qui les séparaient ont été comblés par le nouveau dépôt, et le matériel qui occupait ces espaces s'est trouvé concentré en nappes trés fines (flèches) paralléles aux feuillets. Au sommet du pli proximal, la couche interne et les feuillets qui la recouvrent sont intimement soudés. Le dépôt en cours respecte le sommet du pli proximal. x 40.000.





1

PLANCHE 9

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : - Fig. 1,2,5 : Glutaraldéhyde / OsO_4.
- Fig. 3,4 : Formaldéhyde / OsO_4.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

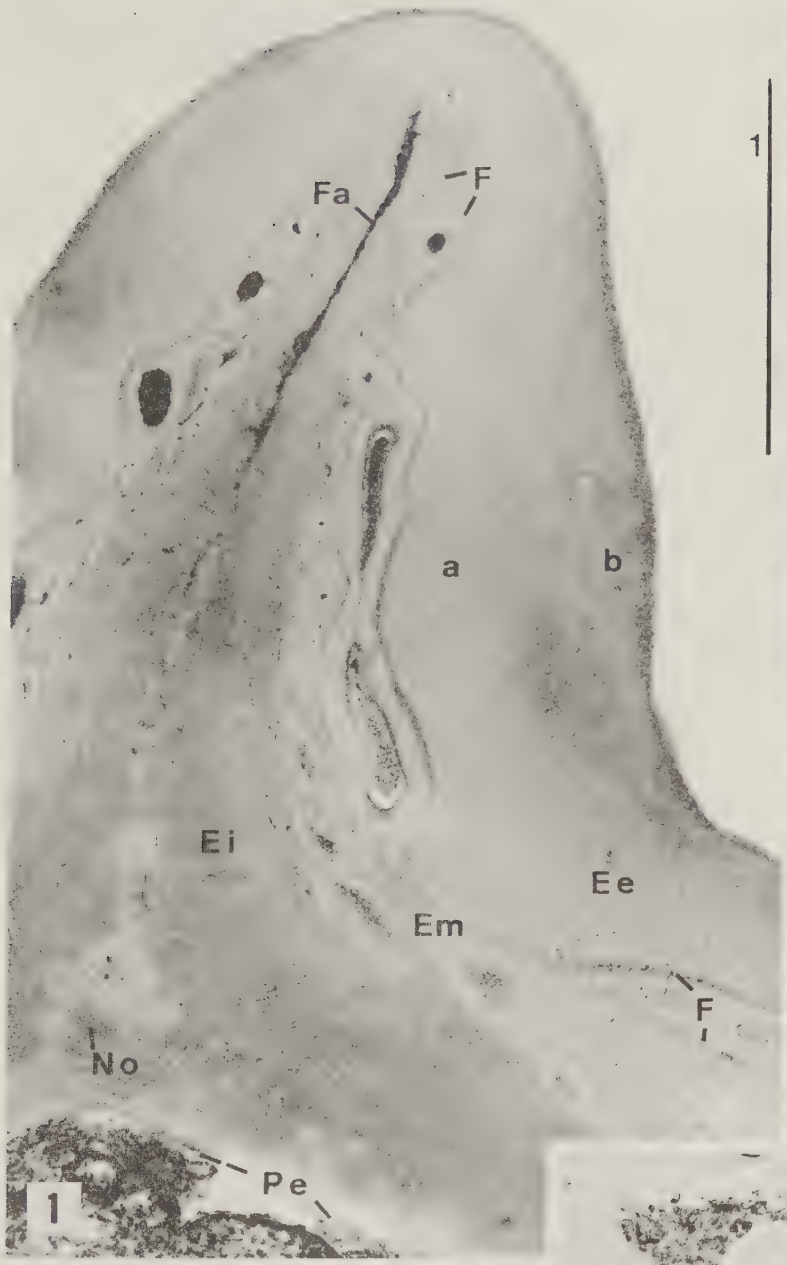
Fig. 1 : Coupe transversale de bourrelet apertural.
La limite profonde de la couche interne de l'exospore affecte un contour irrégulier au niveau de la base du pli proximal : les ultimes apports de substance dans cette région se sont déposés de façon irrégulière. Les espaces compris entre les feuillets périphériques sont en grande partie comblés par le dépôt de substance peu contrastée. Une couche épaisse et continue de la même substance recouvre le feuillet superficiel (a : strate a) La strate a est elle-même recouverte par un matériel plus contrasté (b : strate b) dont l'épaisseur est relativement importante sur les flancs du pli proximal, mais trés faible au-dessus de celui-ci. Le plasmalemme sporal (Pe) est plaqué contre la couche interne de l'exospore. x 50.000.

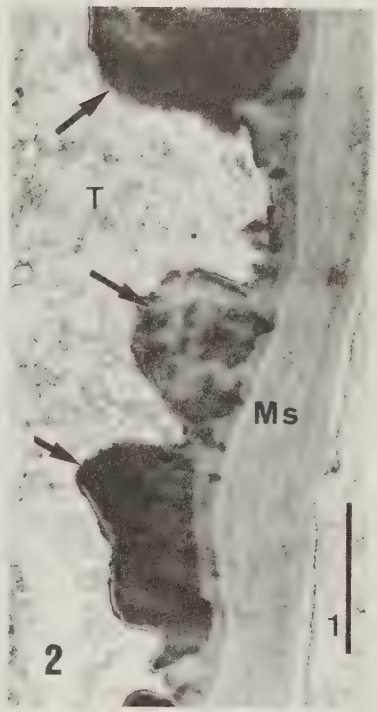
Fig. 2 : Même stade, paroi squelettique (Ms) du tapis :
Un nouveau dépôt (flèches) irrégulièrement réparti vient se superposer au matériel qui s'était déposé auparavant sur la surface de la paroi squelettique en contact avec le tapis. x 20.000.

Fig. 3 : Stade trés voisin ; éléments du tapis plaqués contre une exospore. Les spores de cette préparation ont été extraites des sporanges au cours de la fixation, entraînant avec elles une partie du tapis. Parmi des vésicules de tailles variées provenant essentiellement, semble-t-il, de la désorganisation du R.E., de nombreux organites conservent encore leur structure. On reconnait ici une mitochondrie (M), dont les crêtes et les membranes ont été respectées. Ces mitochondries renferment souvent un amas sombre de membranes agglomérées. x 40.000.

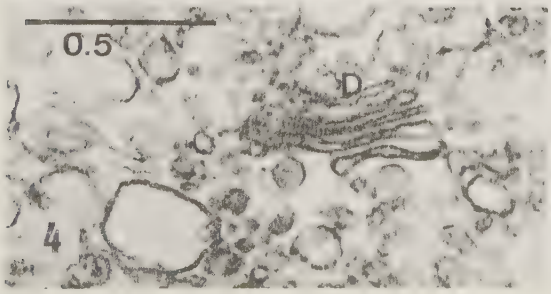
Fig. 4 : Section de dictyosome bien reconnaissable provenant de la même préparation. x 50.000.

Fig. 5 : Même stade, tapis dans un sporange. Le champ couvre une portion de tapis séparant deux loges tétradiques, et l'une des expansions qui se sont développé en face de l'espace séparant deux spores de l'une des tétrades : bien que devenu plus fragile, le tapis conserve encore, dans les conditions normales, sa disposition primitive.
Le matériel granulo-fibrillaire qui occupait les loges tétradiques a disparu. Le plasmalemme du tapis n'est presque pas dissocié. Le R.E. a disparu, remplacé par des vésicules de tailles diverses. Des plastes amyliféres (Pl) sont parfaitement conservés. x 5.000.


Fa
F
a
b
Ei
Ee
Em
F
No
Pe
1


1
T
Ms
1
2

M
E
3
0.5


0.5
D
4

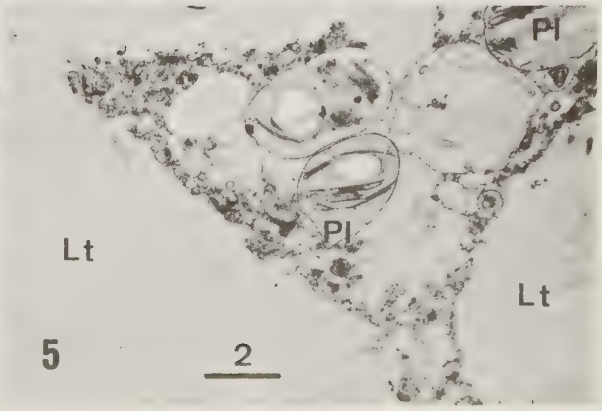

Pl
Pl
Lt
Lt
5
2

PLANCHE 10

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Glutaraldehyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Zone proximale et face distale de tétraspore. La "strate b" est recouverte maintenant par la "strate c" (c), plus sombre. Celle-ci constitue l'essentiel de l'ornementation en relief de l'exospore en particulier sur la face distale de la spore. x 20.000.

Fig. 2 : Base de bourrelet apertural et portion de face proximale. Le dépôt des "strates a,b,c," s'est moulé plus ou moins fidèlement sur les extrémités libres du feuillet superficiel. De ce fait, de part et d'autre du bourrelet apertural, la surface de l'exospore est parcourue de crevasses, approximativement parallèles à la base du bourrelet. En profondeur, ces crevasses sont prolongées par endroits par des diverticules trés fins qui rejoignent les cavités résiduelles de la zone feuilletée (non visibles sur ce cliché). Des particules, éléments de la future périspore, commencent, à ce stade, à s'agglutiner en une nappe discontinue au voisinage de la surface de l'exospore (flèche). D'autre part, contre la couche interne de l'exospore, de petits amas trés denses apparaissent au niveau du plasmalemme sporal. x 15.000.

Fig. 3 : Même stade, face distale de spore.
La photographie montre la répartition des différentes "strates a, b,c," au niveau d'un motif de l'ornementation de la face distale. Le matériel de la "strate c" s'accumule essentiellement sur les épaississements de la "strate b", mais les dénivellations de l'une et l'autre strate ne sont pas exactement superposés. Le matériel constituant la "strate c" a un aspect spongieux (voir également en bas de la figure 1). Cet aspect disparaîtra par la suite. x 25.000.

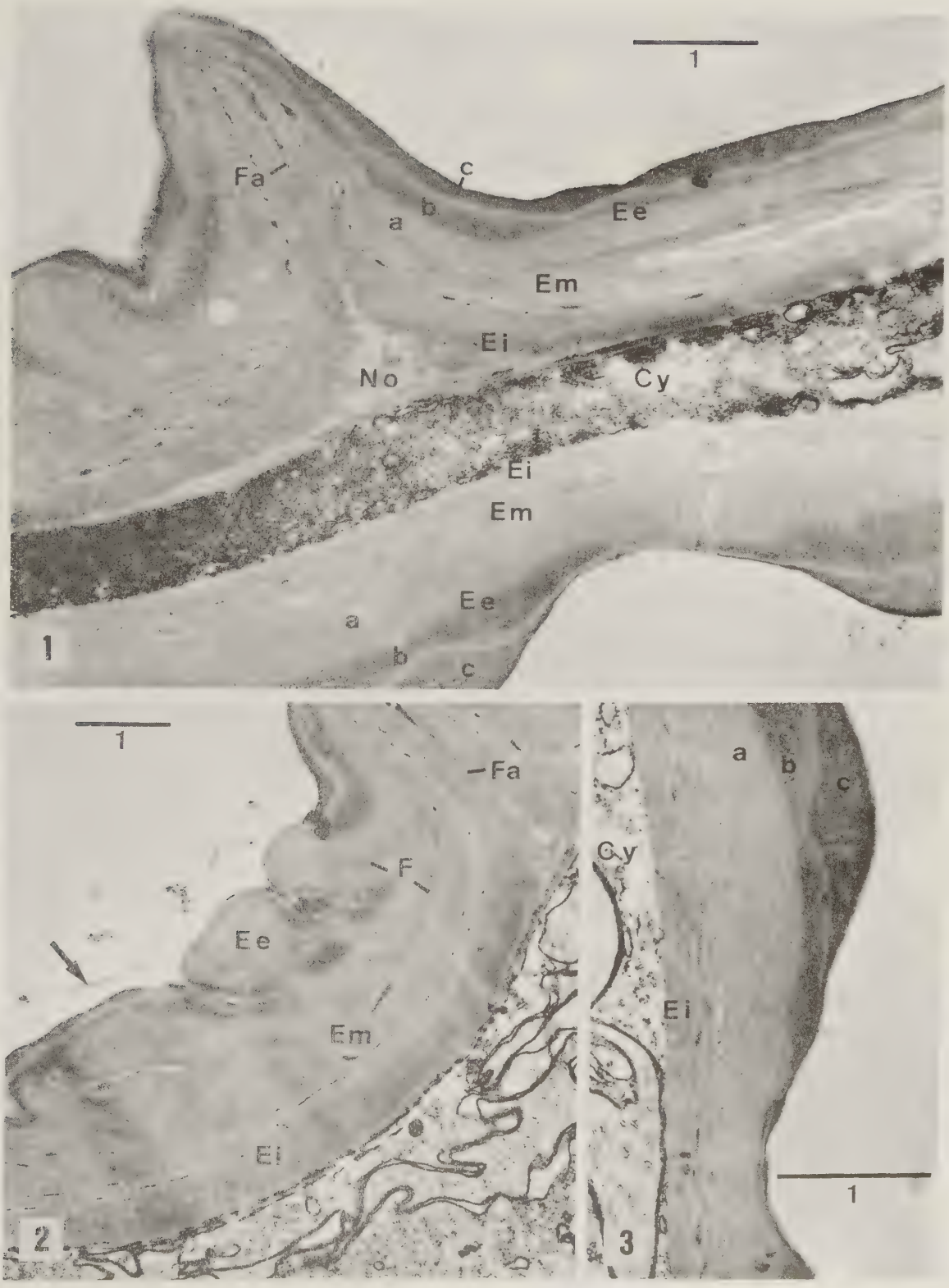

1
Fa
c
b
a
Ee
Em
Ei
No
Cy
Ei
Em
Ee
a
b
c
1
1
Fa
F
Ee
Em
Ei
2
a
b
c
Cy
Ei
1
3

PLANCHE 11

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Formaldéhyde / OsO4.

Contrastants : Acétate d'Uranyle / Citrate de Plomb.

Fig. 1 : Coupe transversale du bourrelet apertural d'une spore sub-mûre. Sur cette coupe, les "strates b et c" sont déjà peu distinctes. Une nouvelle couche, la "strate d" (d) s'est différenciée au-dessus de la "strate c"; la "strate d" est très claire, peu épaisse, et sa surface est à peu près lisse à ce stade. Deux massifs, plus sombres et plus grossièrement granuleux que la substance de la "strate a" qui les entoure, sont plaqués contre les extrémités du feuillet superficiel (flèches); ce sont deux des épaississements que l'on a vu se former sur ce feuillet avant le dépôt de la "strate a".
L'ébauche de la périspore (P) forme une nappe continue. x 35.000.

Fig. 2 : Détail de la périspore en formation montrant son organisation fibrillaire. x 55.000.

Fig. 3 : Base du bourrelet apertural. Le protoplasme sporal est isolé de la couche interne de l'exospore par la pseudo-endospore (PE). Cette nouvelle couche, continue, épaisse de 800 à 1000 Å, paraît constituée de granules et de fibrilles sombres épars dans une substance plus claire. Sur cette coupe, les deux côtés de la base du pli proximal sont réunis par une sorte de pont de même nature que la couche interne de l'exospore (flèche). x 50.000.

P
1
d
c
b
a
Fa
Ee
Em
Ei
PE
Cy
1
0.5
P
E
2
0.5
PE
Ei
Em
Cy
Pe
3

PLANCHE 12

Ophioglossum vulgatum

Fixateurs : Fig. 1,2,3 : OsO4.
Fig. 4 : Formaldéhyde / OsO4.
Fig. 5 : Glutaraldéhyde / OsO4.

Contrastants : Acétate d'Uranyle / citrate de Plomb.

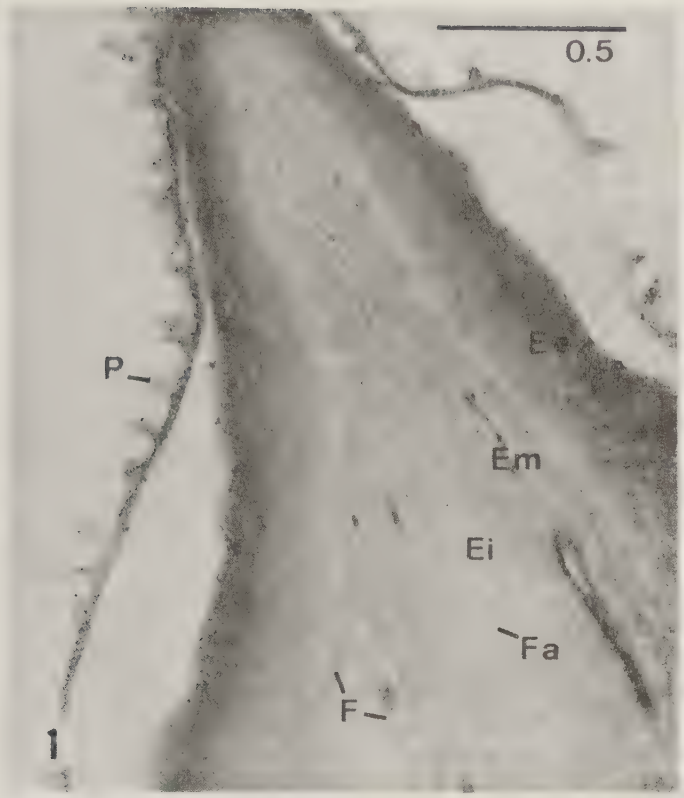
Fig. 1 : Sommet du bourrelet apertural d'une spore mûre, sectionné au voisinage du pôle proximal. Les différences de contraste entre les divers constituants de la paroi s'atténuent. La structure de l'exospore interne et les feuillets de l'exospore moyenne sont encore visibles. La périspore a acquis sa structure définitive, telle qu'elle apparaît au niveau des zones peu sculptées de l'exospore. x 50.000.

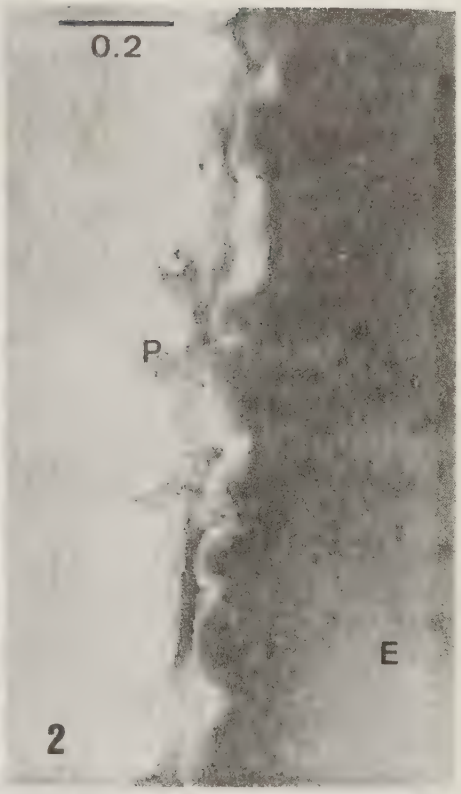
Fig. 2 : Périspore au dessus du sommet de l'une des protubérances de la face distale de l'exospore. La surface de l'exospore porte de petites verrues sur lesquelles se moulent des expansions de la surface interne de la périspore. x 75.000.

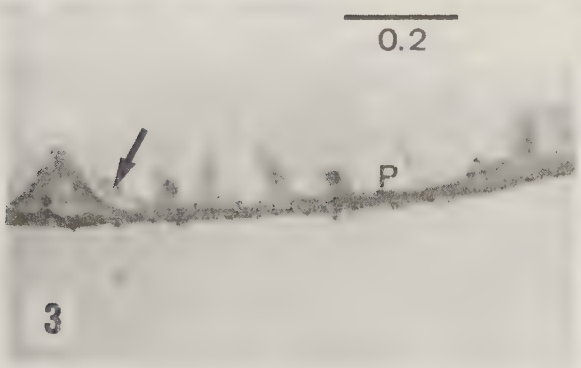
Fig. 3 : Périspore mûre. La surface interne de cette portion de paroi est lisse (elle se situe en face d'une région déprimée, lisse, de l'exospore). Bien qu'elle soit plus ou moins voilée par des petits granules sombres, la structure fibrillaire de la périspore se devine ici mieux que sur la figure 2. Des éléments divers, présentant le plus souvent une organisation lamellaire, adhèrent par endroits à la périspore (flèche); ils proviennent vraisemblablement du tapis en fin de destruction. 75.000.

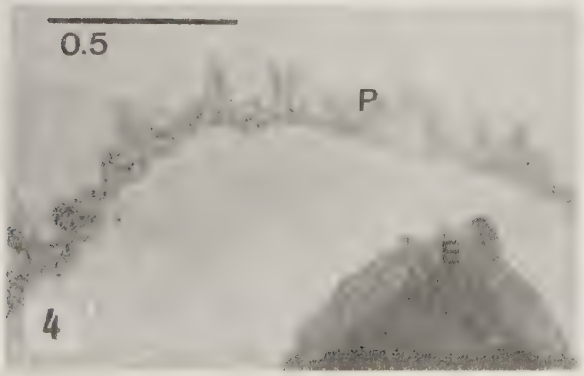
Fig. 4 : Périspore appartenant à une spore ayant longuement séjourné en milieu humide. La structure fibrillaire de cette paroi est très nette. x 50.000.

Fig. 5 : Coupe tangentielle de périspore. Ce cliché donne une indication sur la densité des petites épines portées par cette paroi. Il semble que les fibrilles sont groupées en faisceaux plus ou moins bien définis ; plusieurs de ces faisceaux, réunis dans chaque épine, rayonneraient vers les épines voisines. 50.000.


0.5
P
E
Em
Ei
Fa
F
1


0.2
P
E
2


0.2
P
3


0.5
P
E
4

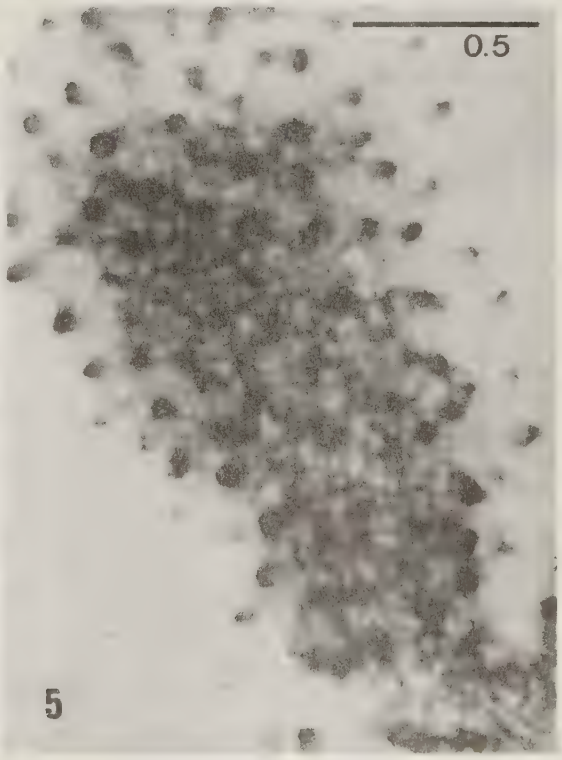

0.5
5

PLANCHE 13

Ophioglossum vulgatum

Spores acétolysées post-traitées par MnO4K.

Contrastants : Acétate d'Uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Coupe transversale de bourrelet apertural. Cette section a été réalisée dans une zone du bourrelet assez distante du pôle proximal. Les trois couches de l'exospore sont bien distinctes. Les nodules (No) ont réagi à l'acétolyse de la même manière que l'exospore interne, et sont restés en place à la base de la fente aperturale ; par contre, le matériel intersticiel et la pseudo-endospore ont disparu. La périspore a été arrachée. x 20.000.

Fig. 2 : Partie de bourrelet apertural distendu mais non ouvert: l'exospore ne s'est pas déchirée au-dessus du sommet de la fente aperturale (haut de la figure). Les différentes couches de l'exospore, en particulier l'exospore moyenne et ses divers feuillets (flèches), sont très nettes. La périspore, restée plaquée sur la surface de l'exospore, présente un contraste très élevé. x 40.000.

Fig. 3 : Face distale de spore. L'exospore externe qui constitue les protubérances du relief de cette face de la spore présente une zonation en arcs de cercles (flèches). Cette zonation correspond, approximativement, aux "strates, a,b,c,d". Un fragment de périspore adhére à l'exospore dans le creux séparant deux protubérances (P). x 16.000.

Fig. 4 : Coupe oblique de la périspore. L'incidence de la section permet de mieux distinguer la structure fibrillaire de cette paroi. x 50.000.

1
Fa
Em
Ei
No
1

0.5
Fa
P
Ee
Em
Ei
2

1
P
Em
Ei
3

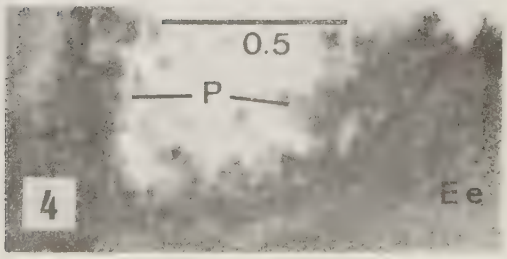

0.5
P
Ee
4

PLANCHE 14

Ophioglossum lusitanicum

Botrychium lunaria

Fixateurs : Formaldéhyde / OsO_4.

Contrastants : Acétate d'Uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Oph. lusitanicum. Coupe transversale de la région aperturale. Le bourrelet et l'ensemble de l'exospore ont une structure comparable à celle des spores d'*Oph. vulgatum.*
Sur cette coupe, l'exospore externe est trés développée au niveau du bourrelet, surtout sur l'un de ses flancs. La périspore s'est détachée de l'exospore. La pseudo-endospore a été arrachée avec le contenu sporal. x 14.000.

Fig. 2 : Oph. lusitanicum. Sommet de bourrelet apertural. Le sommet du pli proximal de l'exospore interne est bien visible, ainsi que les feuillets de l'exospore moyenne qui le recouvrent.
x 50.000.

Fig. 3 : Oph. lusitanicum. Périspore en coupe transversale et en coupe tangentielle. La couche continue porte sur sa face externe des épines plus ou moins aigues. L'ensemble est constitué de fibrilles. x 50.000.

Fig. 4 : B. lunaria. Zone médiane du bourrelet apertural. L'organisation structurale de l'exospore est comparable à celle des *Ophioglossum.* L'exospore externe est trés développée de part et d'autre du pli proximal. La périspore n'est pas visible, ayant été arrachée au cours de la préparation. x 40.000.

Fig. 5 : B. lunaria. La périspore fibrillaire forme une couche relativement épaisse. Elle porte de petites protubérances irrégulièrement réparties. x 50.000.

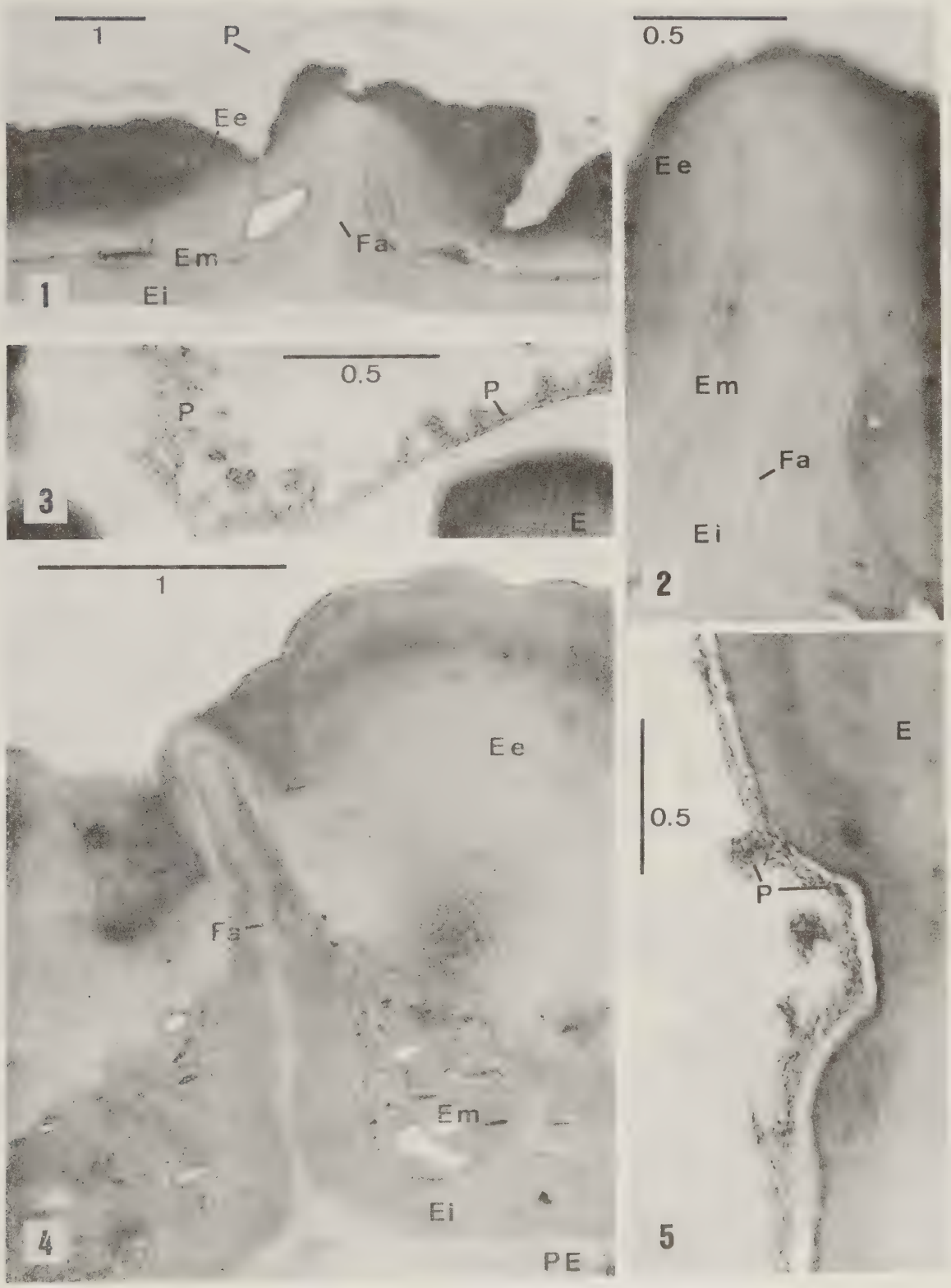

1
P
Ee
Em
Fa
Ei
1
0.5
Ee
Em
Fa
Ei
2
0.5
P
P
E
3
1
Ee
Fa
Em
Ei
PE
4
E
0.5
P
5

PLANCHE 15

Angiopteris hypoleuca

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'Uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Coupe transversale de bourrelet apertural. L'exospore moyenne est peu développée ; une seule cavité, très réduite, est visible sur cette coupe (flèche). Des canaux (C) s'enfoncent obliquement dans l'exospore externe en direction de la base du pli proximal. Les différentes couches de la périspore recouvrent le bourrelet apertural. x 50.000.

Fig. 2 : Détail de la partie médiane d'un bourrelet. La fente aperturale, étroite et probablement sectionnée obliquement est indistincte à la base du pli proximal ; son extrémité supérieure est élargie et bifide, ce qui correspond à une malformation locale. Les feuillets de l'exospore moyenne sont nets, du moins à proximité du pli proximal et au-dessus de son sommet (F). x 80.000.

Fig. 3 : Face distale de spore. L'exospore interne et l'exospore moyenne sont très fines. La section a rencontré deux des canaux qui s'enfoncent à travers l'exospore externe ; l'un deux rejoint les cavités extrêmement réduites de l'exospore moyenne. La couche interne de la périspore présente un clivage discontinu en deux lames d'épaisseurs inégales. La pseudo-endospore est réduite à d'étroits amas épars. x 50.000.

Fig. 4 : Périspore. L'épaisseur de la couche externe de la périspore présente de fortes variations ; cette couche porte des verrues globuleuses sur sa surface externe. Les deux nappes de la couche interne de la périspore sont par endroits nettement détachées l'une de l'autre. 75.000.

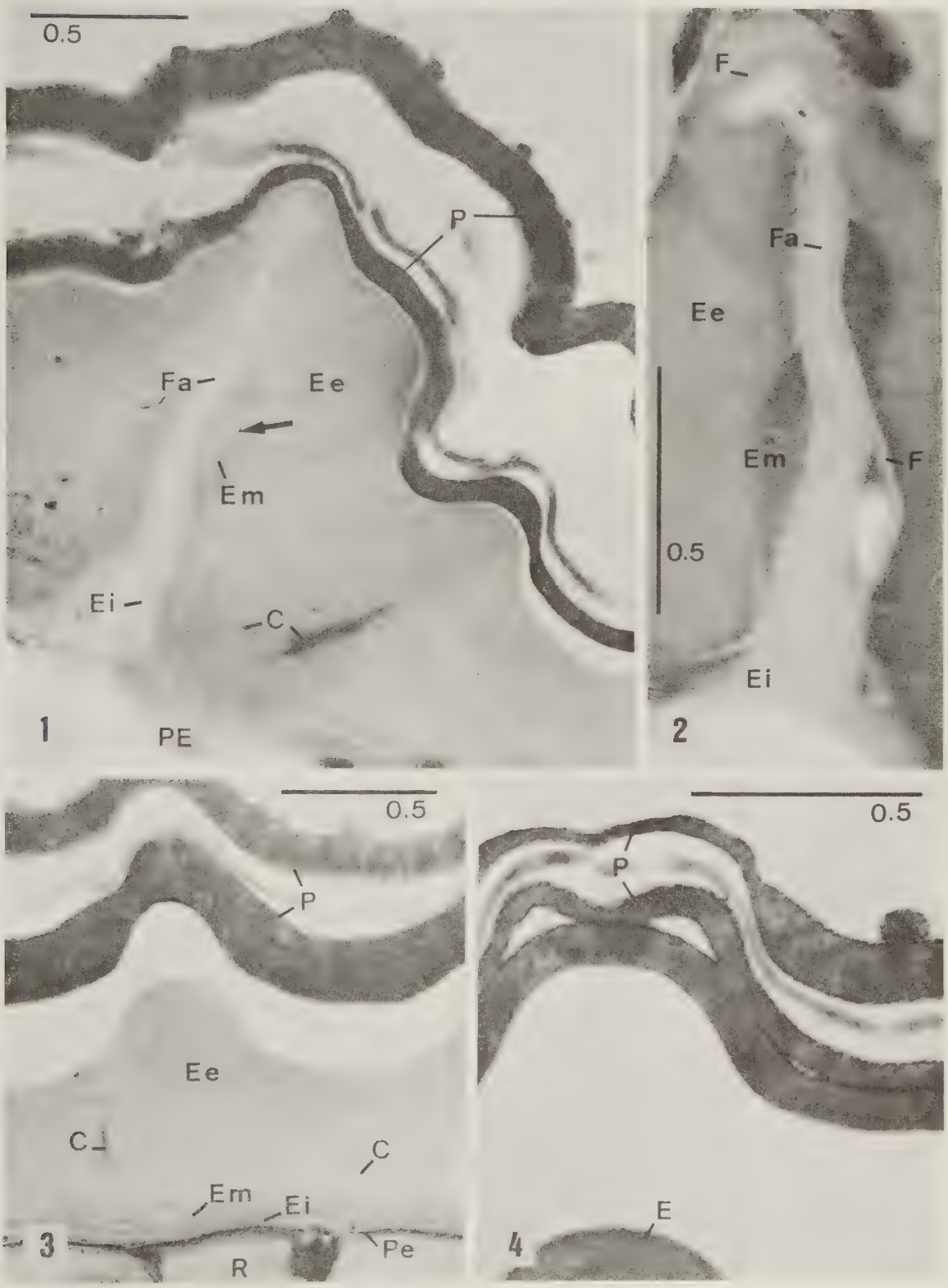

0.5
P
Fa
Ee
Em
Ei
C
1
PE
F
Fa
Ee
Em
F
0.5
Ei
2
0.5
P
Ee
C
C
Em
Ei
Pe
3
R
0.5
P
E
4

PLANCHE 16

Marattia fraxinea

Fixateurs : Formaldéhyde / OsO_4.

Contrastants : Acétate d'Uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Coupe transversale de bourrelet apertural. Le sommet du pli proximal est trés fin. L'exospore moyenne comprend un nombre réduit de feuillets ; aucune cavité n'apparaît sur cette coupe. Plusieurs des canaux qui traversent l'exospore externe ont été sectionnés obliquement. La périspore de la spore représentée sur cette figure est particulièrement fine. x 50.000.

Fig. 2 : Face distale de spore. L'exospore interne est trés fine. L'exospore moyenne paraît réduite à un feuillet, visible par endroits (flèche), mais le plus souvent confondu avec l'exospore interne. La périspore est partiellement clivée en deux couches d'épaisseurs inégales. La ligne de clivage est toujours plus proche de la face interne de la paroi. La pseudo-endospore est trés fine mais continue. x 75.000.

Fig. 3 : Bourrelet apertural. L'exospore est isolé de la périspore par une trés fine couche continue souvent accolée à l'une ou l'autre des parois (flèches). La périspore est beaucoup plus épaisse que celle de la spore de la figure 1. x 50.000.

Fig. 4 : Bourrelet apertural. L'exospore moyenne est bien développée autour du pli proximal; plusieurs alvéoles de petite taille ont été sectionnés. La couche de substance intercalée entre exospore et périspore est restée appliquée contre le bourrelet (flèche) alors que la périspore a été arrachée. La pseudo-endospore peu épaisse est visible sous le bourrelet. x 75.000.

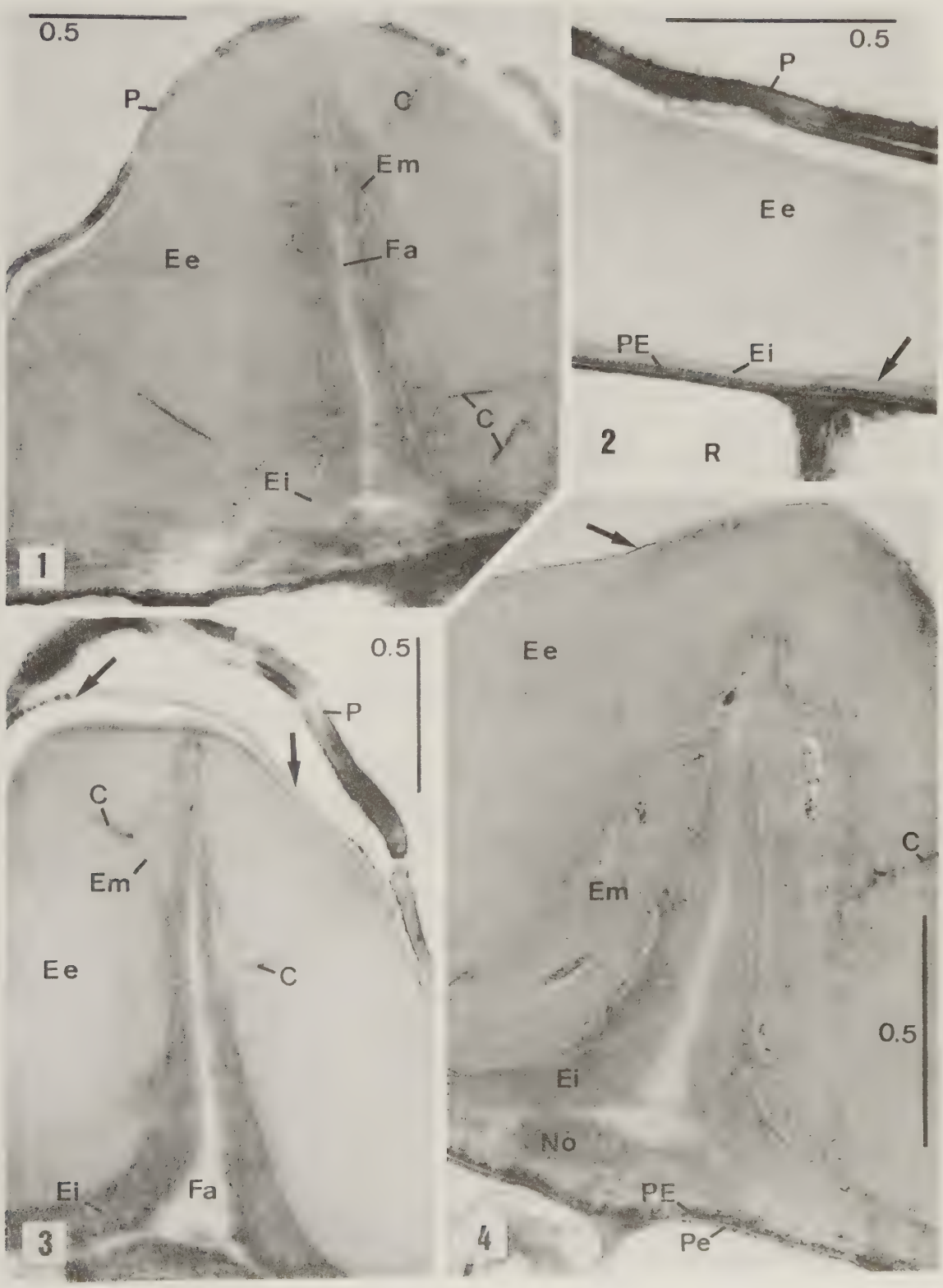

0.5
P
C
Em
Ee
Fa
C
Ei
1
0.5
P
Ee
PE
Ei
2
R
0.5
P
C
Em
Ee
C
Ei
Fa
3
Ee
C
Em
0.5
Ei
No
PE
Pe
4

PLANCHE 17

Osmunda regalis

Fixateurs : Formaldehyde / Os04.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Tétrade fixée peu de temps aprés la fin de la cytocinèse de la cellule-mère. Les tétrades sont encore contigües (droite de la figure). La paroi spéciale (Ps) est épaisse et bordée par une frange plus dense. Les noyaux des tétraspores sont volumineux et parfois lobés. L'extrémité d'éléments du reticulum endoplasmique vient souvent se placer tout près du plasmalemme (flèches) qui dessine de nombreux petits replis saillants. x 5.000.

Fig. 2 : Même stade, région centrale d'une tétrade. Au milieu de la paroi spéciale, une étroite bande de matériel plus sombre est constituée par le contenu des vésicules de la plaque cellulaire (Pc). Une nappe du reticulum endoplasmique (Re) borde le plasmalemme au niveau des futures zones aperturales. x 8.000.

Fig. 3 : Détail de la surface d'une tétraspore au même stade. Un amas de vésicules extra-cellulaires (Ve) recouvre le plasmalemme. Ce dernier forme une petite évagination resserrée à sa base (flèche) : il s'agit vraisemblablement d'une vésicule en cours de formation. Le cytoplasme renferme d'abondantes vésicules golgiennes (Vg). x 50.000.

Fig. 4 : Même stade. Dictyosome à proximité du plasmalemme. Les dictyosomes produisent une grande quantité de petites vésicules globuleuses renferment un matériel granuleux ; ils produisent également quelques vésicules beaucoup plus grandes, au contour irrégulier et au contenu clair. L'une des petites vésicules golgiennes est venue s'accoler au plasmalemme. x 50.000.

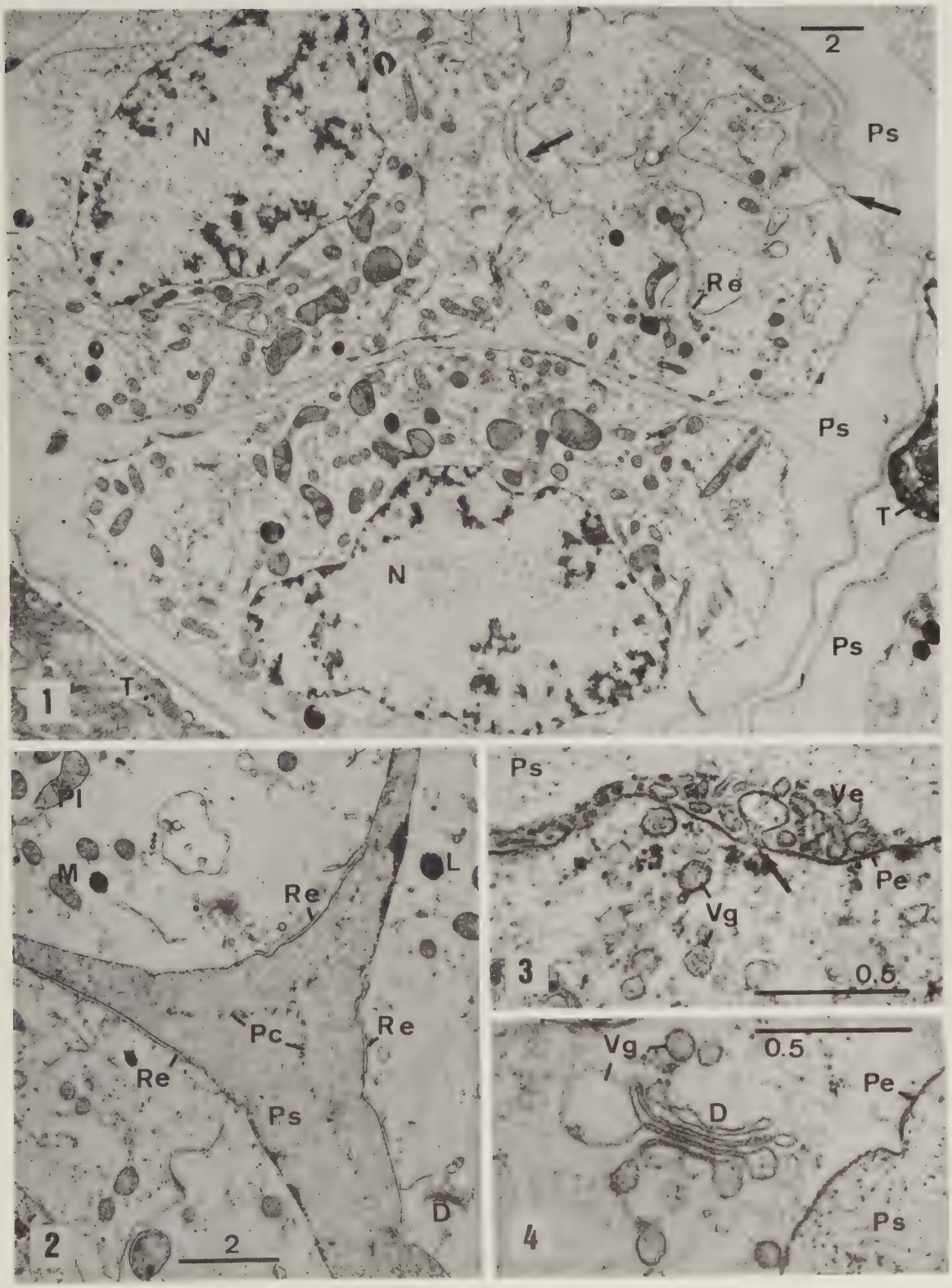

2
N
Ps
Re
Ps
T
N
Ps
1
T
Pl
M
Re
L
Pc
Re
Re
Ps
D
2
2
Ps
Ve
Pe
Vg
3
0.5
Vg
0.5
Pe
D
Ps
4

PLANCHE 18

Osmunda regalis

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Les figures de cette planche proviennent de sporanges fixés après la fin de la cytocinése des cellules-mères, comme les figures de la planche 17.

Fig. 1 : Détail de la paroi spéciale. Elle paraît formée de fibrilles anastomosées en réseau et portant des granules sombres. Cet ensemble est plus ou moins distinctement stratifié parallélement à la surface des tétraspores. Le réseau fibrillaire est très dense et plus chargé en granules dans la zone superficielle (flèche) de la paroi spéciale. Cette paroi est séparée du tapis (T) -ou de la paroi spéciale des autres tétrades- par un espace clair parcouru par un réseau de fibrilles très lâche. x 50.000.

Fig. 2 : Zone distale de tétraspore et tapis. Les tétraspores renferment des formations particulières appartenant à l'ergastoplasme : plusieurs nappes de reticulum endoplasmique lisse, serrées l'une contre l'autre, sont disposées en tubes concentriques. Les nappes périphériques paraissent se dérouler l'une aprés l'autre tandis que des ribosomes, relativement peu nombreux, viennent se déposer sur leur surface.

Le tapis produirait par endroits de nombreuses vésicules extra-cellulaires (Ve) dérivant d'évagination du plasmalemme tapétal. Le R.E. rugueux du tapis paraît souvent en contact avec le plasmalemme (flèche). x 25.000.

Fig. 3 : Tapis. Le cytoplasme est riche en R.E. rugueux et en ribosomes libres. Les dictyosomes, nombreux, produisent d'abondantes et volumineuses vésicules, dont le contenu est clair dans la partie centrale, finement granuleux à la périphérie. Les mitochondries sont souvent cupuliformes. Les plastes, de forme variable, renferment un petit nombre de crête et de petits grains d'amidon. x 25.000.

Fig. 4 : Tapis. Les mitochondries sont nombreuses et pourvues de crêtes abondantes. Elles peuvent affecter des formes très compliquées. x 25.000.

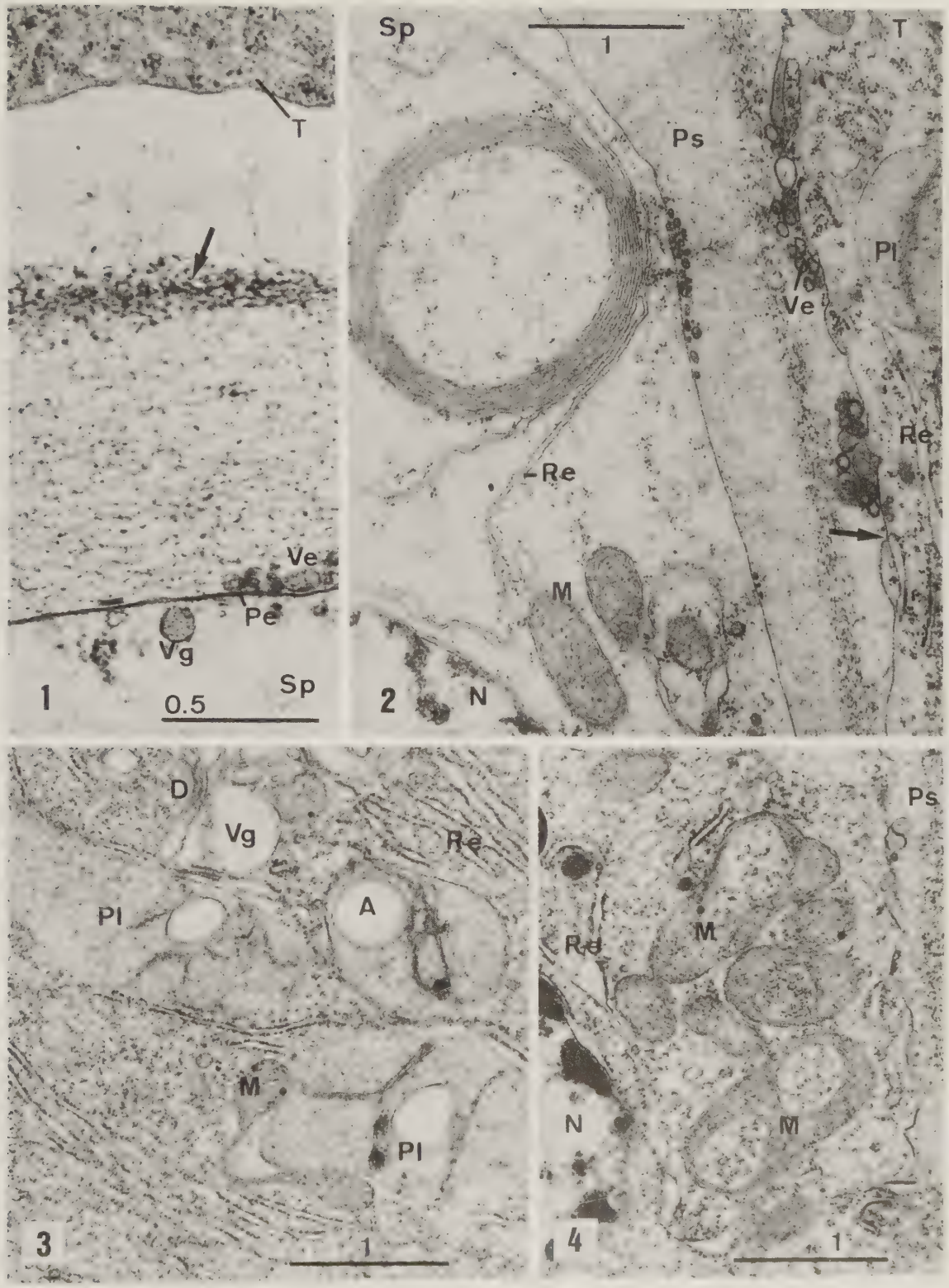

T
Ve
Pe
Vg
1
0.5
Sp
Sp
1
T
Ps
Pl
Ve
Re
Re
M
2
N
D
Vg
Re
Pl
A
M
Pl
3
1
Ps
Re
M
N
M
4
1

PLANCHE 19

Osmunda regalis

Fixateurs : Formaldehyde / Os04.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Tétraspore fixée au moment de la différenciation des premiers éléments de l'exospore. La paroi spéciale s'est épaissie. La plupart des aspérités saillantes du plasmalemme ont disparu. Au contraire, celui-ci présente de petites dépressions au niveau desquelles apparaissent les premiers fragments de paroi (petites flèches). La crête proximale commence à se dessiner au niveau du pôle proximal (elle n'est pas visible sur cette section qui passe à quelques distances du centre de la tétrade). Le noyau paraît renfermer des inclusions diverses : pour la plupart d'entre-elles, il s'agit d'invaginations de la membrane nucléaire contenant du hyaloplasme et parfois quelque organite ou inclusion paraplasmique (grande flèche). x 5.000.

Fig. 2 : Même stade, surface de tétraspore au niveau de la crête proximale en formation. Une seule pellicule très fine, apparemment simple, s'est organisée à l'extérieur du plasmalemme (flèche). Celui-ci est bordé intérieurement par le liseré de hyaloplasme dense. Plus profondément, une nappe de reticulum endoplasmique s'étend parallèlement à la surface. x 75.000.

Fig. 3 : Autre détail de la surface de la même coupe de tétraspore, hors de la crête proximale. Le plasmalemme est bordé intérieurement par un hyaloplasme banal. Il est partiellement recouvert par une membrane formée de deux pellicules (flèche) ; l'extrémité de cette membrane vient s'appuyer contre le plasmalemme. x 75.000.

Fig. 4 : Crête proximale cytoplasmique de tétraspore plus âgée. La crête proximale est bien marquée. A son niveau le plasmalemme est bordé intérieurement par le liseré hyaloplasmique dense (Lh), et, plus en profondeur, par une nappe du R.E. La crête est recouverte par une seule membrane continue (flèche simple), mais en dehors de cette zone, une seconde membrane se forme près de la première (flèche double). Des vésicules extra-cellulaires sont emprisonnées entre le plasmalemme et les membranes de la future exospore. x 50.000.

Fig. 5 : Face latérale de tétraspore. Le plasmalemme est recouvert par une ou deux membranes. Les vésicules extra-cellulaires emprisonnées sous les membranes paraissent se rassembler dans une invagination du plasmalemme (flèche). x 50.000.

Fig. 6 : Détail du protoplasme tétrasporal montrant un sphéroide granuleux proche du noyau et un ensemble de nappes du R.E. disposées en tubes concentriques ; le centre de cet ensemble est occupé par un hyaloplasme riche en ribosomes et un globule lipidique (L). x 30.000.

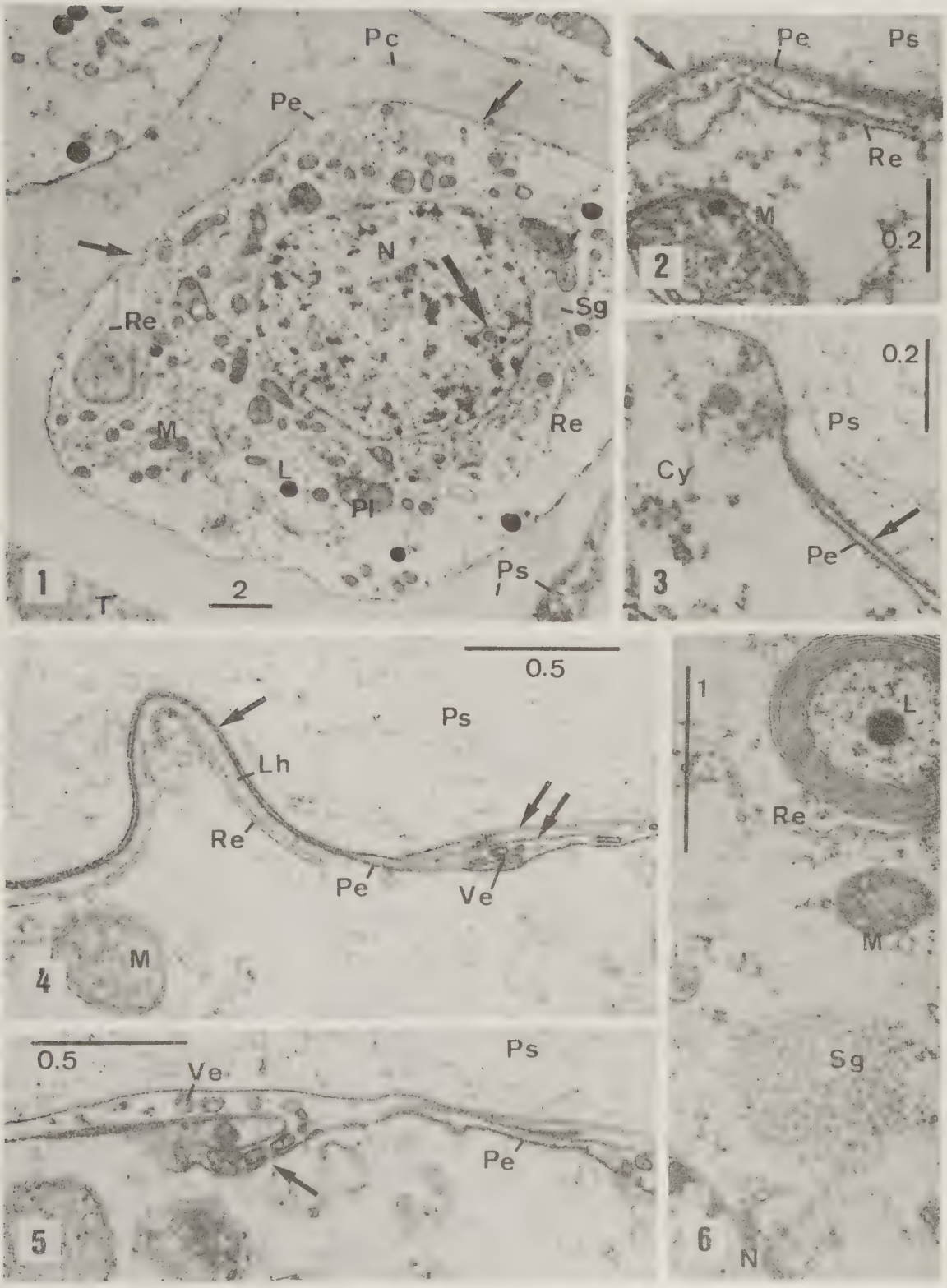

Pc
Pe
N
Re
Sg
M
L
Pl
Ps
1
T
2
Pe
Ps
Re
M
0.2
2
0.2
Ps
Cy
Pe
3
0.5
Ps
Lh
Re
Pe
Ve
M
4
1
L
Re
M
Sg
N
6
0.5
Ps
Ve
Pe
5

PLANCHE 20

Osmunda regalis

Fixateurs : Formaldehyde / OsO_4.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Face proximale de tétraspore, prés de l'extrémité de l'un des bras de la crête proximale. La crête est encore peu développée à ce niveau; en outre, dans cette région, la disposition de l'élément du R.E. situé sous le plasmalemme est souvent perturbée. Les membranes se sont multipliées; elles se sont également épaissies, devenant ainsi des "feuillets" (F). Il ne s'est pas formé de nouvelle membrane au-dessus de la crête, et le feuillet dérivé de la membrane initiale reste trés fin. x 35.000.

Fig. 2 : Surface de tétraspore. Les feuillets internes sont plus épais que le feuillet superficiel. Ils paraissent formés de segments distincts dont les extrémités se raccordent obliquement à la face inférieure des segments voisins (flèches). x 75.000.

Fig. 3 : Feuillets en cours d'épaississement. L'extrémité libre des feuillets montre plus ou moins nettement (flèche) l'organisation caractéristique des membranes bipelliculaires. En deça de l'extrémité, la pellicule interne des membranes est plus ou moins épaissie ; la substance d'épaississement s'accumule, selon toute apparence, sur la face profonde de cette pellicule. La pellicule externe ne s'épaissit pas ; elle paraît, au contraire, d'autant moins nette et consistante que les feuillets sont plus épaissis. x 100.000.

Fig. 4 : Même stade. La structure bipelliculaire d'une extrémitéé de feuillet est particulièrement nette. La fixation a certainement eu lieu pendant une phase d'allongement de ce feuillet ; plusieurs éléments fibrillaires de la paroi spéciale paraissent associés aux pellicules en cours d'élaboration (flèche). x 100.000.

Fig. 5 : Les vésicules extra-cellulaires (Ve) sont groupées dans des poches délimitées par le plasmalemme invaginé. Les dictyosomes des tétraspores ne produisent plus de petites vésicules globuleuses au contenu granuleux : certains saccules golgiens portent une vésicule de grande taille au contenu très clair, mais les extrémités de la plupart des saccules sont à peine dilatées. x 50.000.

Fig. 6 : Zone distale de tétraspore. Une invagination du plasmalemme renferme un grand nombre de vésicules de taille diverse. La paroi spéciale paraît homogéne sur toute son épaisseur : on ne trouve plus trace de la frange périphérique plus dense. x 75.000.

1
Ps
Lh
F
Re
Pe
M
1
0.2
Ps
F
Pe
2
0.2
0.2
F
Ps
Pe
4
0.2
Ps
F
Pe
3
0.5
Ps
F
Pe
D
Ve
Pe
5
0.2
T
Pe
Ps
F
Ve
Re
6

PLANCHE 21

Osmunda regalis

Fixateurs : Fig. 1,3,4 : OsO4.
Fig. 2,5. : Formaldehyde / OsO4.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Coupe de pli proximal à proximité du pôle proximal, et face distale de tétraspore. Le pli proximal vient de se mettre en place ; le cytoplasme n'occupe plus que la région basale de la fente aperturale (Fa). La couche interne de l'exospore (Ei) s'est épaissie, sauf au sommet du pli. Des feuillets néoformés recouvrent la couche interne, à l'exception du sommet du pli proximal. x 20.000.

Fig. 2 : Détail de la région médiane d'un pli proximal. La structure des feuillets jeunes ne varie pas : une couche superficielle granuleuse, discontinue et imprécise (la "pellicule externe", flèches) est séparée par un étroit espace clair de la couche profonde mieux définie, continue et plus épaisse. x 75.000.

Fig. 3 : Pli proximal en fin de mise en place. Le cytoplasme (Cy) occupe encore la moitié inférieure de la fente aperturale. Le sommet du pli, trés fin, est formé par un seul feuillet (flèche) : plus bas, la couche interne de l'exospore est manifestement formée de plusieurs feuillets épaissis. Les feuillets périphériques sont encore trés fins ; ils se raccordent tous à la partie épaissie de la couche interne : aucun feuillet ne recouvre le sommet du pli proximal. x 50.000.

Fig. 4 : Même stade. Exospore en formation hors de la zone proximale. Les feuillets prenant part à l'édification de la couche interne de l'exospore sont encore plus ou moins distincts. x 50.000.

Fig. 5 : Pli proximal de tétraspore un peu plus âgée. Le cytoplasme a complètement abandonné le pli proximal. La fente aperturale est trés étroite sur toute sa longueur. La couche interne, sommet du pli compris, et les feuillets périphériques se sont épaissis. La structure initiale pluristrate(hors du sommet du pli) de la couche interne n'est plus perceptible qu'en quelques rares points. (flèches). x 37.500.

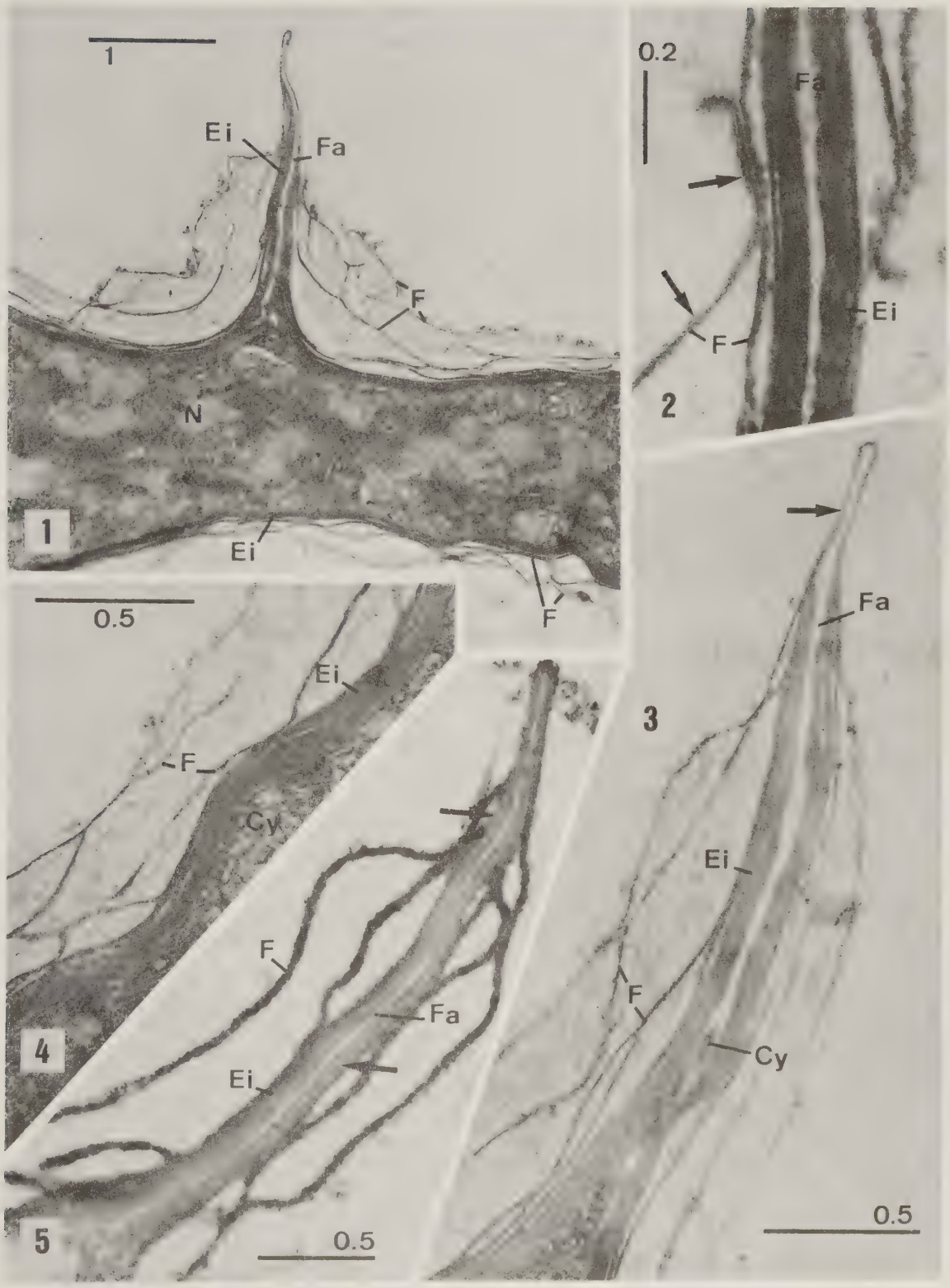

1
Ei
Fa
F
N
Ei
F
1
0.2
Fa
Ei
F
2
3
Fa
Ei
F
Cy
0.5
4
Ei
F
Cy
5
F
Fa
Ei
0.5
0.5

PLANCHE 22

Osmunda regalis

Fixateurs : Fig. 1 à 3 = Formaldehyde / Os04.
Fig. 4 = Os04.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

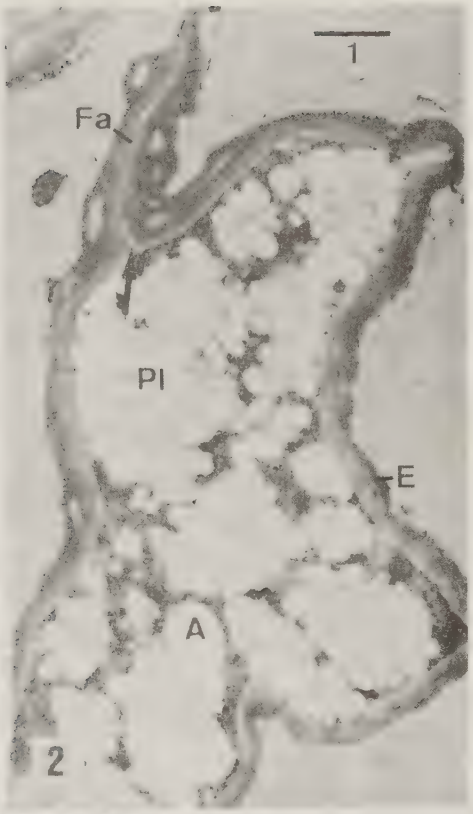
Fig. 1 : Pli proximal et face distale. La couche interne s'épaissit progressivement ; elle reste relativement fine au sommet du pli proximal. Une substance -qui paraît, ici, plus sombre que la couche interne et que les feuillets- se dépose autour des feuillets. Ce dépôt n'intervient pas au niveau du sommet du pli proximal. x 50.000.

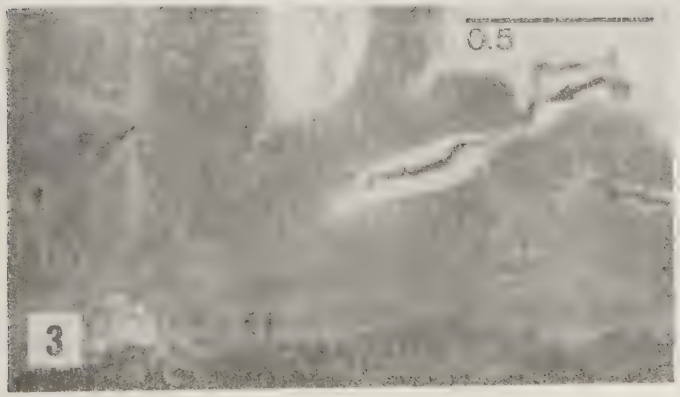
Fig. 2 : Même stade. Sur cette section, la substance qui occupe la base de la fente aperturale forme une sorte de pont joignant les deux côtés du pli proximal (flèche). Dans le cytoplasme tétrasporal, les plastes amylifères sont distendus par une quantité considérable de grains d'amidon. x 10.000.

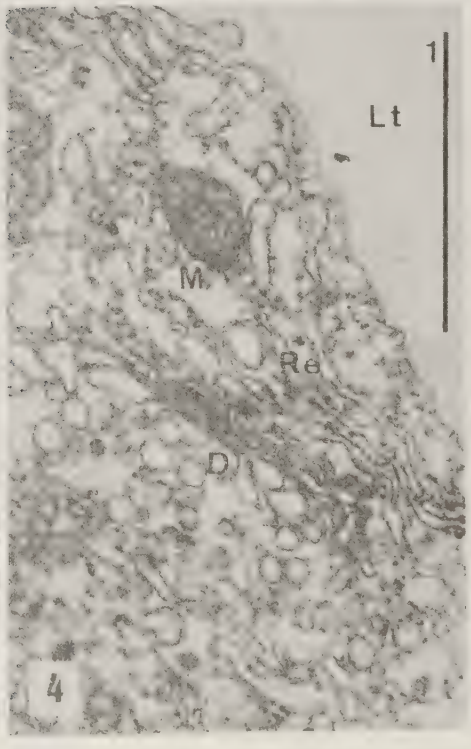
Fig. 3 : De part et d'autre de la base du pli proximal, le dépôt ne colmate que partiellement les orifices (correspondant aux interruptions des feuillets superficiels) qui mettent les alvéoles en relation avec le milieu externe (flèche). x 50.000.

Fig. 4 : Même stade, portion de tapis bordant une loge tétradique (Lt). Le reticulum endoplasmique est toujours abondant, ainsi que les mitochondries, plastes, dictyosomes ; ces derniers paraissent très actifs. x 40.000.

1
Fa
E
Cv
El
Fl
1


1
Fa
Pl
E
A
2


0.5
3


1
Lt
M
Re
D
4

Osmunda regalis

Fixateurs : Fig. 1,2,4,5,6,7 : Formaldehyde / Os04.
Fig. 3 : Os04.
Fig. 8 : Glutaraldehyde / Os04.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Bourrelet proximal en formation et face distale. Les espaces séparant les feuillets sont partiellement colmatés. La surface de la paroi s'aplanit progressivement. La substance fibrillaire qui occupait la loge tétradique a presque totalement disparu ; par contre, la fine couche de substance provenant de la plaque cellulaire semble s'être notablement épaissie (Pc). x 35.000.

Fig. 2 : Même stade, faces proximale et distale de tétraspore. Les alvéoles de la face distale sont souvent très réduits (flèches) : leur emplacement est indiqué par la présence de matériel granuleux sombre. Sur la face proximale, les alvéoles, initialement plus grands, n'ont été qu'en partie obturés. Certains d'entre eux restent en relation avec l'extérieur par l'intermédiaire de canaux (C). x 40.000.

Fig. 3 : Même stade, diverticule (Div) de la paroi squelettique (Ms) bordant le tapis. Aucun dépôt ne s'est encore produit sur cette paroi. x 25.000.

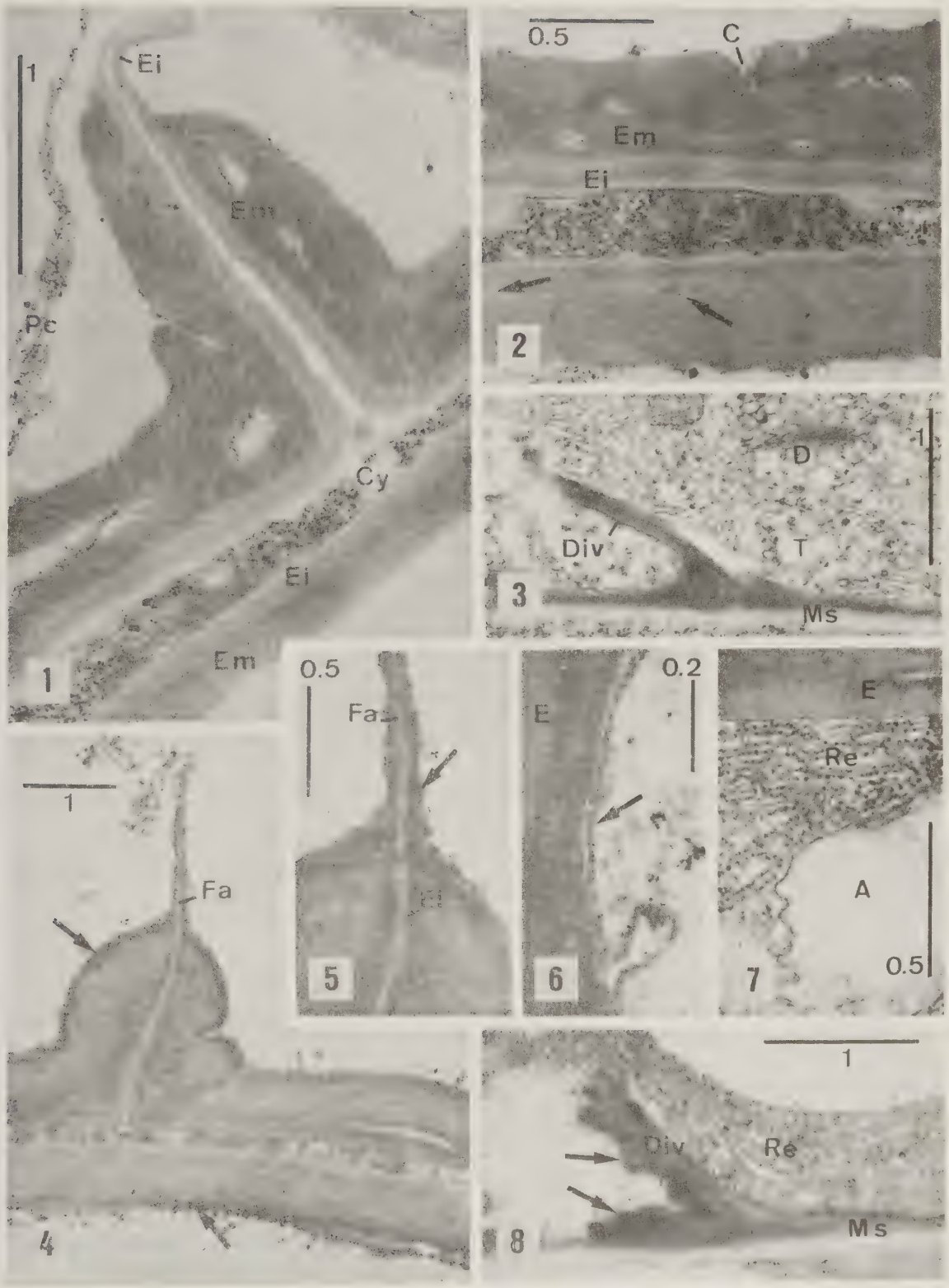
Fig. 4 : Tétraspore plus âgée. Le dépôt de substance qui a enrobé et recouvert l'ensemble de feuillets a cessé. Le sommet du pli proximal reste libre de tout dépôt jusqu'à la fin de cette phase de la sporogenèse. Une substance caractérisée essentiellement par une opacité électronique un peu plus forte se dépose maintenant sur la surface externe de la jeune paroi (flèches). Ce dépôt respecte les orifices mettant les cavités de la paroi en relation avec l'extérieur. x 15.000.

Fig. 5 : Même stade que la fig. 4, sommet du bourrelet. Le nouveau dépôt intervient également, par endroits, au niveau de la partie encore nue du pli proximal (flèche). A ce stade, toutes les tétraspores contenues dans ce sporange sont enveloppées par une fine pellicule. x 35.000.

Fig. 6 : Même stade, détail de la surface d'une tétraspore. La pellicule recouvrant, au cours de cette phase de la sporogenèse, les tétraspores d'un certain nombre de sporanges présente une structure tripartite nette (flèche). x 75.000.

Fig. 7 : Même stade, détail du cytoplasme tétrasporal. Le cytoplasme renferme un reticulum endoplasmique bien développé, sur lequel sont fixés de nombreux ribosomes. x 50.000.

Fig. 8 : Même stade, paroi squelettique du tapis. Des dépôts de forme irrégulière (flèches) se produisent maintenant sur quelques points de la paroi squelettique qui enveloppe le tapis, en particulier au niveau des diverticules de cette paroi. x 25.000.


1
Ei
Em
Pc
Cy
Ei
Em
1
0.5
C
Em
Ei
2
D
1
Div
T
3
Ms
0.5
Fa
Ei
5
0.2
E
6
E
Re
A
0.5
7
1
Fa
4
1
Div
Re
Ms
8

Osmunda regalis

Fixateurs : Fig. 1 : Formaldehyde / OsO4.
Fig. 2 à 7 : OsO4.

Contrastants : Fig. 1 : NOzAg.
Fig. 2 à 7 : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Bourrelet apertural et face distale de spore immature. La couche alvéolée de l'exospore est recouverte par une nouvelle couche pour laquelle l'argent manifeste une grande affinité. La répartition des grains d'argent met en évidence l'existence de strates superposées correspondant trés vraisemblablement aux phases du dépôt de la substance constituant cette couche. x 15.000.

Fig. 2 : Paroi squelettique de la cavité sporangiale. Des amas noduleux se sont formés par endroits, sur la paroi squelettique enveloppant le tapis et sur quelques uns de ses diverticules. Le tapis est en grande partie désorganisé. x 25.000.

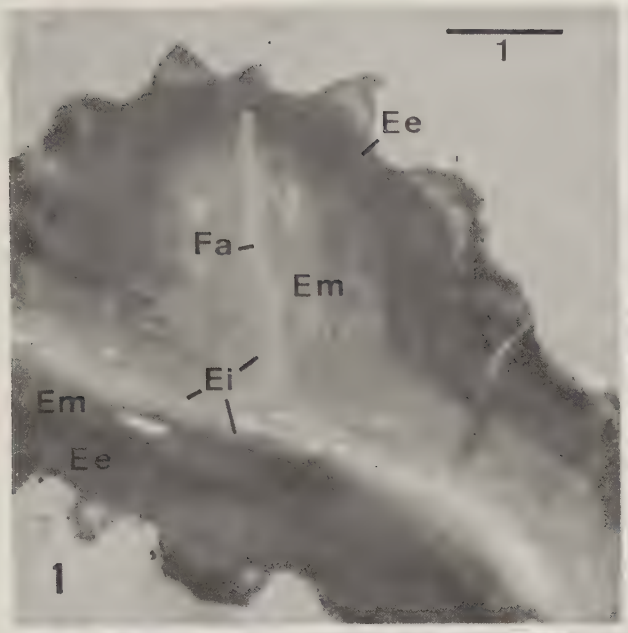
Fig. 3 : Même stade, base du pli proximal. Des granules sombres, formant une ligne trés fine et plus ou moins discontinue (flèche), apparaissent à ce stade entre le plasmalemme de la spore et la couche interne de l'exospore. x 40.000.

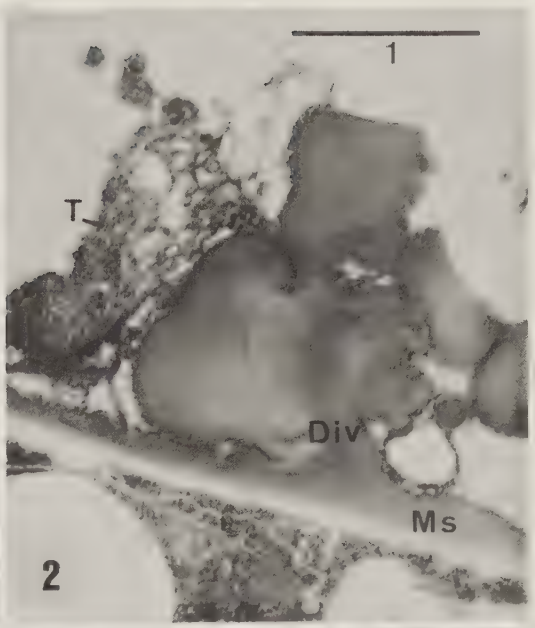
Fig. 4 : Début de la différenciation de la périspore. Un élément membranaire venant de s'organiser a été sectionné transversalement (flèche). La membrane très fine qui le constitue est repliée sur elle-même au sommet de l'élément ; ses extrémités se perdent dans l'amas de substance porté par une protubérance de l'exospore. x 50.000.

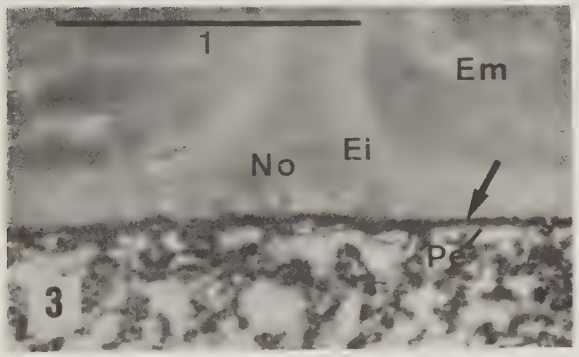
Fig. 5 : Bourrelet apertural de spore sur le point d'être libérée du sporange. Les cavités de l'exospore moyenne paraissent dilatées. La périspore trés fine est plaquée contre l'exospore ; dans l'axe du bourrelet, une arête vive de l'exospore est surmontée par un petit repli de la périspore (flèche). La pseudo-endospore (PE) isole complétement le cytoplasme sporal de l'exospore. x 20.000.

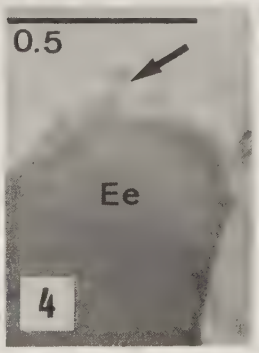
Fig. 6 : Paroi squelettique de la cavité sporangiale d'un sporange mûr. Les amas noduleux qui se sont déposés sur cette paroi au moment de la formation de la couche externe de l'exospore ne se sont plus -ou très peu- développés par la suite. Une fine pellicule analogue à la périspore les recouvre (flèche). x 25.000.

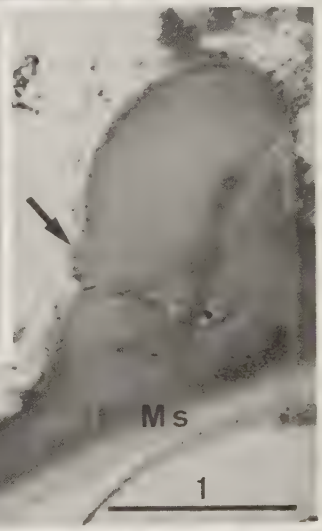
Fig. 7 : Contenu du même sporange, à proximité de la paroi squelettique. La cavité sporangiale renferme, outre les spores sur le point d'être libérées, quelques éléments globuleux (G) répartis en général prés de la paroi squelettique. Ces globules sont recouverts par des faisceaux d'éléments très fins, identiques à ceux qui constituent les épines de la périspore. x 75.000.

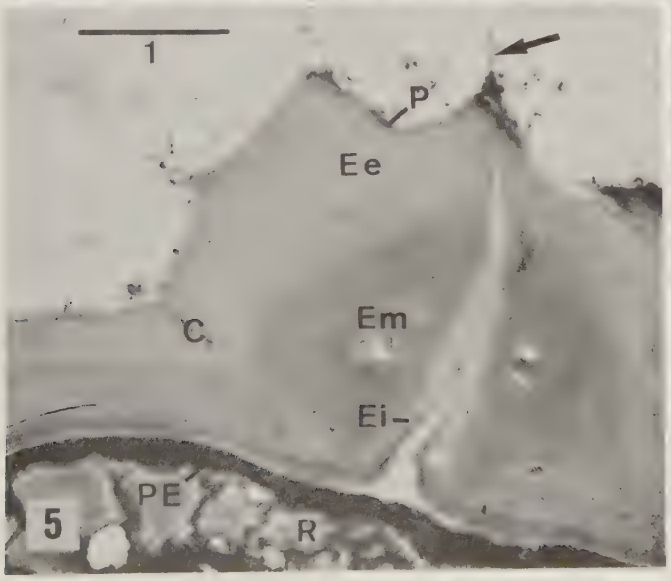

1
Ee
Fa
Em
Ei
Em
Ee
1


1
T
Div
Ms
2


1
Em
No
Ei
Pe
3


0.5
Ee
4


Ms
6
1


1
P
Ee
C
Em
Ei
PE
R
5

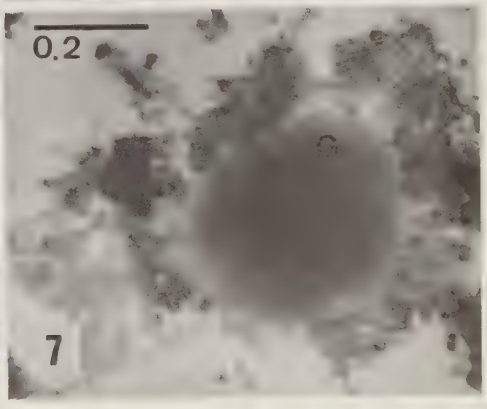

0.2
C
7

PLANCHE 25

Osmunda regalis

Fixateurs : Fig. 1 et 4 à 6 : Formaldéhyde / Os04.
Fig. 2,3 :: Os04.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Bourrelet et face proximale de spore mûre. Le pli proximal de cette spore forme un petit diverticule latéral, dû probablement à une malformation en cours de genèse. Le sommet du pli est contourné (cette disposition est relativement courante) ; il a été enrobé tel que dans la couche externe de l'exospore.
Ce cliché montre l'aspect caractéristique des coupes de l'exospore mûre d'*Os. regalis*, dont la surface paraît très irrégulièrement dentelée. Certaines des protubérances du relief sont surmontées d'épines appartenant à la périspore (P). x 10.000.

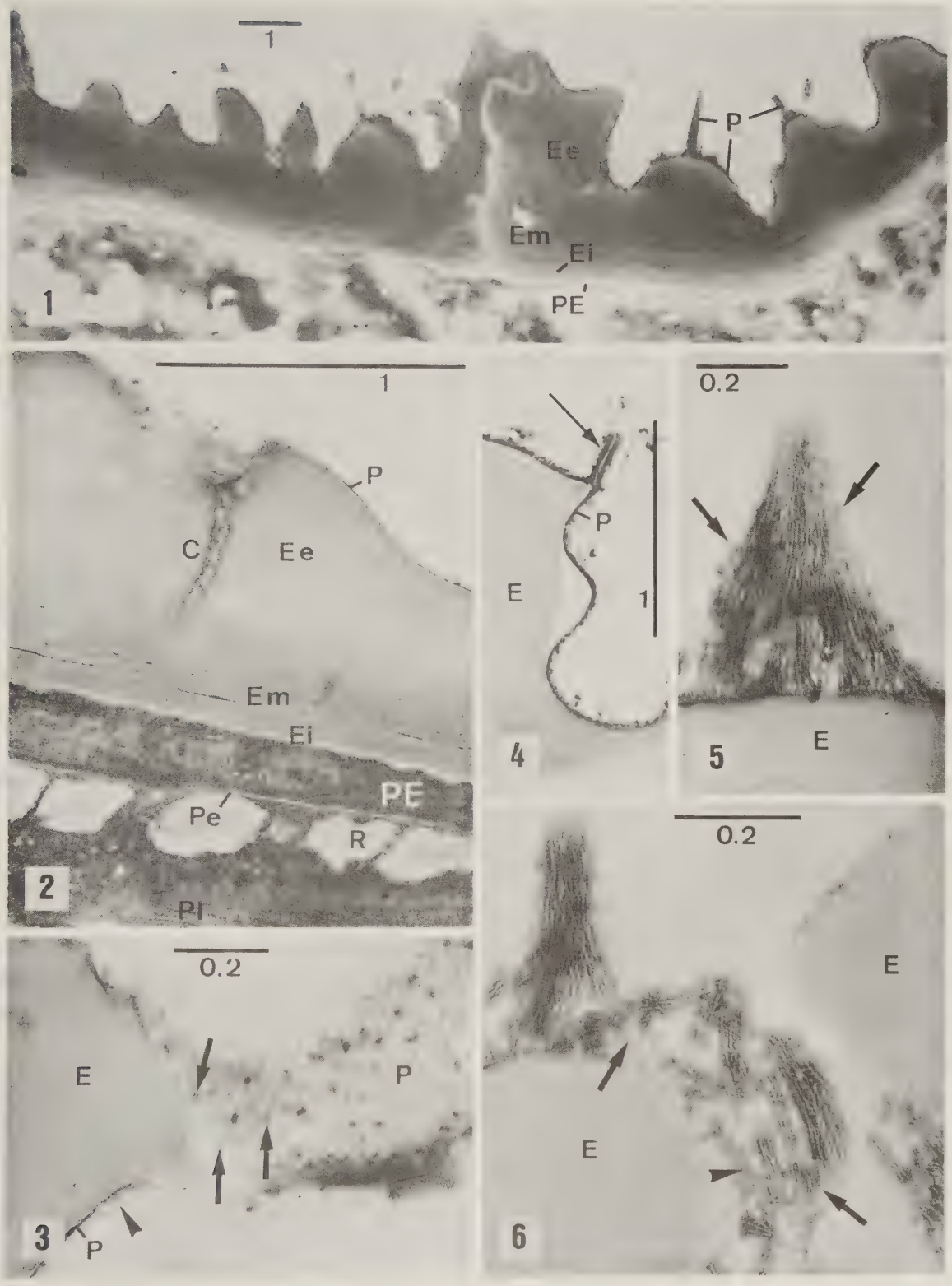
Fig. 2 : Détail de la zone distale d'une spore mûre. Un canal -particulièrement large- traverse la couche externe de l'exospore en direction des cavités de l'exospore moyenne. La pseudo-endospore montre une structure confusement fibrillaire stratifiée parallélement à la surface. x 50.000.

Fig. 3 : Périspore mûre en coupe transversale et vue de face. En coupe transversale, la périspore se présente sous la forme d'une couche très fine ; sa surface externe paraît rugueuse et porte de petits éléments dressés (microbacules) de 200 à 300 Å de haut (pointe de flèche). Sur les portions de périspore vues de face il semble que ces petits éléments aient une structure tubulaire (flèches). x 75.000.

Fig. 4 : Repli (flèche) de la périspore mûre dressé au-dessus d'une arête vive de l'ornementation exosporale. La périspore est ici plus épaisse qu'elle ne l'est généralement ; corrélativement, les "microbacules" sont très abondants. x 35.000.

Fig. 5 : Une "épine" de la périspore. La forme et les dimensions de ces épines sont variables. Elles sont constituées d'éléments très fins groupés en faisceaux. Elles portent sur leur surface des "microbacules" identiques à ceux que porte la périspore (flèches). Le sommet de ces épines est souvent tronqué. x 75.000.

Fig. 6 : Epine désorganisée. Les éléments d'une épine de la périspore se sont dissociés et ont été sectionnés sous des incidences diverses. En sections transversales (flèches), ces éléments paraissent avoir une structure tubulaire. Certains d'entre eux sont bifurqués (pointe de flèche). x 100.000.


1
P
Ee
Em
Ei
PE
1
1
P
C
Ee
Em
Ei
PE
Pe
R
2
Pl
0.2
E
P
3
P
4
P
E
1
0.2
5
E
0.2
E
E
6

Osmunda regalis

Fig. 1,2 : Photographies de spores réalisées au moyen du microscope électronique à balayage.

Fig. 3,4 : spores acétolysées, post-traitées par MnO4K.

Fig. 5,6 : périspores acétolysées.

Fig. 1 : Vue d'ensemble de la face proximale d'une spore. Le bourrelet apertural forme une saillie nette bien que peu importante à proximité du pôle proximal. Au-delà de cette zone, les bras aperturaux sont peu apparents : le sommet peu proéminent du bourrelet est bordé, et presque dissimulé, par une succession de protubérances plus ou moins alignées. x 1.150.

Fig. 2 : Détail de la surface d'une spore. La surface de la périspore est parsemé de petites verrues qui correspondent (?) aux petits éléments tubulaires observés sur les coupes. Les épines sont disposées uniquement sur les parties saillantes du relief ; beaucoup d'entre-elles sont tronquées, et les extrémités sectionnées se sont déposées au hasard sur la périspore. x 11.000.

Fig. 3 : Zone proximale de spore acétolysée. La fente aperturale est distendue, mais l'exospore ne s'est pas déchirée au-dessus du sommet du pli proximal. Les cavités de l'exospore moyenne se sont légérement agrandies et leur contenu a été détruit. La stratification de l'exospore externe est nette. Un canal (C) traverse obliquement le bourrelet ; l'extrémité d'un autre canal, élargie par l'acétolyse, débouche sur le flanc d'une proéminence de l'exospore. La périspore a été arrachée. x 20.000.

Fig. 4 : Base de l'un des côtés d'une aperture ouverte. Les nodules (No) occupant la partie évasée de la fente aperturale ont résisté à l'acétolyse ; une partie de ce matériel est resté attaché à la base du pli proximal. x 20.000.

Fig. 5 : Face distale. La fine couche de périspore a été en grande partie arrachée, mais deux épines sont restées en place. x. 20.000.

Fig. 6 : Base d'une épine de la périspore, et périspore vue de face (P). Les différentes parties de la périspore (couche continue, microbacules, épines) ont résisté à l'acétolyse. x 75.000.

Fig. 7 : Fragment d'une épine de la périspore. L'adhérence entre les divers éléments allongés des épines n'est pas détruite par l'acétolyse. Les petits éléments courts disposés sur la surface des épines demeurent en place. x 100.000.

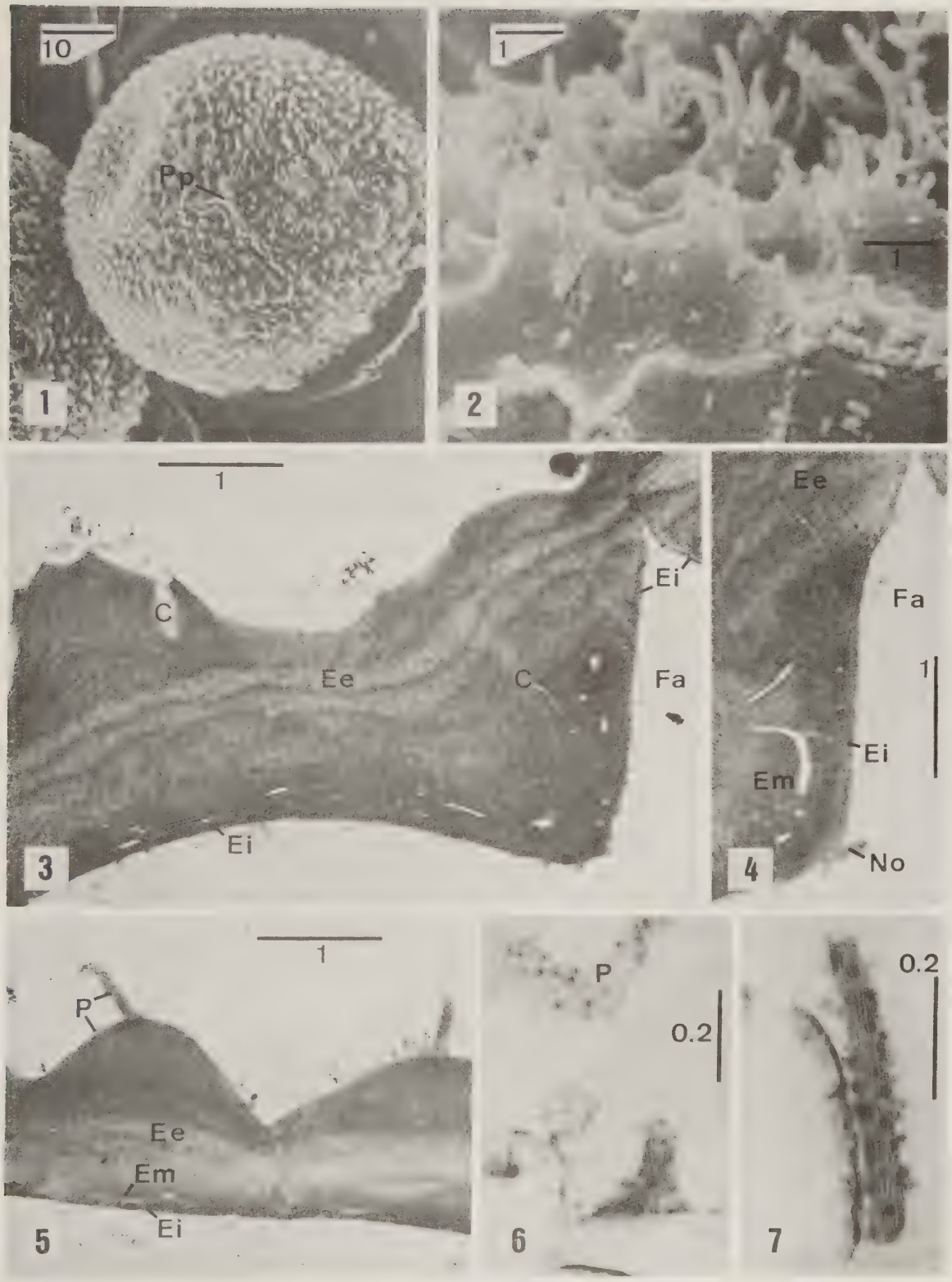

10
Pp
1
2
1
1
C
Ei
Ee
C
Fa
Ei
3
Ee
Fa
1
Ei
Em
No
4
P
1
Ee
Em
Ei
5
P
0.2
6
0.2
7

PLANCHE 27

Osmunda regalis

Fixateur : OsO4.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Parois d'une spore germée. L'exospore présente un contraste uniforme sur toute son épaisseur. La périspore a été arrachée (à l'exception de la base d'une épine, P). Dans cette zone, la pseudo-endospore (PE) est restée plaquée contre l'exospore. Une nouvelle paroi, l'endospore proprement-dite (EN), enveloppe maintenant la cellule sporale qui s'est divisée. x 35.000.

Fig. 2 : Région aperturale d'une spore germée. Le côté du bourrelet apertural visible sur ce cliché montre deux alvéoles plus ou moins circulaires (flèches). La pseudo-endospore, détachée de l'exospore dans cette région, s'est distendue. Les prolongements de l'endospore recouvrent les cellules du jeune gamétophyte. x 15.000.

Fig. 3 : Moitié de bourrelet de spore germée. La structure de l'exospore est très peu visible. On reconnaît cependant l'exospore interne, homogène et un peu plus claire que l'exospore moyenne. Cette dernière couche est parsemée de points noirs plus ou moins étendus, qui représentent le contenu d'alvéoles de très petite taille (la section n'a pas rencontré d'alvéole important). A la base du pli proximal, le matériel qui occupait l'extrémité évasée de la fente aperturale est resté en place (No). x 35.000.

1
P
PE
Pe
EN
Cy
1
1
P
C
E
PE
EN
Pl
Cy
2
P
Ee
Em
Ei
No
3
1

PLANCHE 28

Leptopteris fraseri

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : acétate d'uranyle / citrate de plomb.

Fig. 1 : Bourrelet apertural, sectionné assez loin du pôle proximal. Deux protubérances assymétriques surmontent la région médiane du bourrelet. x 35.000.

Fig. 2 : Détail de la zone profonde du bourrelet apertural. Le sommet du pli proximal est simple et peu épais (flèche); il est recouvert directement par l'exospore externe. Quelques feuillets de la zone de transition entre exospore interne et exospore moyenne sont nettement visibles de part et d'autre de la base du pli proximal. x 50.000.

Fig. 3 : Coupe de bourrelet apertural à proximité du pôle proximal. Le bourrelet est surmonté d'une courte arête médiane, en-dessous de laquelle la partie du pli non recouverte par l'exospore moyenne est très importante. L'exospore moyenne renferme des cavités assez développées, d'où partent de nombreuses fissures rayonnantes. (L'aspect ondé de l'exospore externe provient d'un artefact de microtomie). x 25.000.

Fig. 4 : Sommet d'excroissance du relief exosporal, recouvert par la périspore en partie décollée, et surmonté par deux épines. Ces épines présentent une structure comparable à celle des épines de la périspore d'*Os. regalis*. La couche périsporale continue est parfaitement visible à la périphérie des épines (flèches). x 100.000.

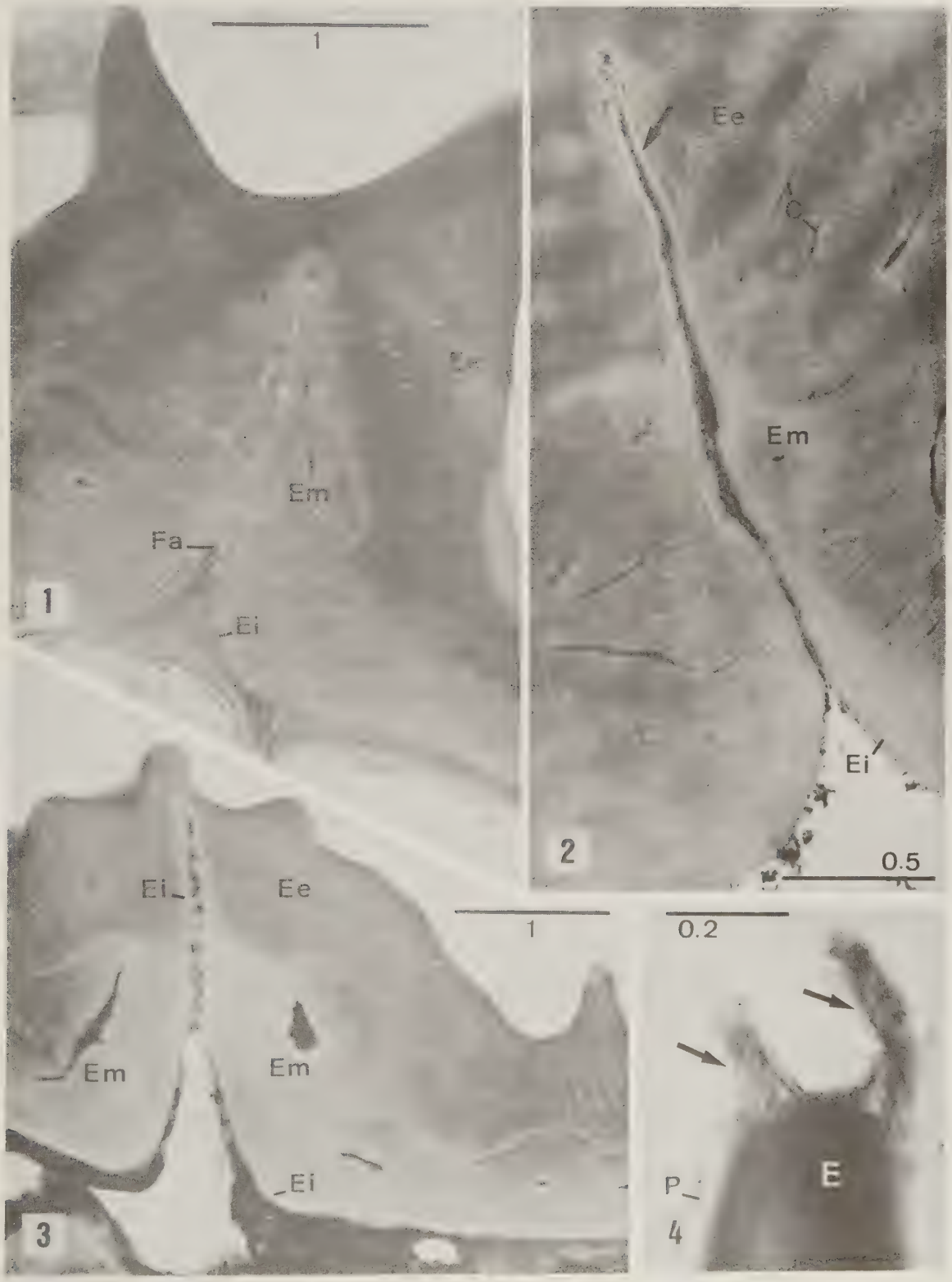

1
Em
Fa
1
Ei
Ee
C
Em
Ei
2
0.5
Ei
Ee
1
0.2
Em
Em
Ei
3
P
E
4

PLANCHE 29

Blechnum spicant

Fixateurs : Fig. 1 : MnO4K;
Fig. 2,3 : Formaldéhyde / OsO4.

Contrastants : acétate d'uranyle : citrate de Plomb.

Fig. 1 : Tétrade fixée peu après la fin de la cytocinèse de la cellule-mère. Le tapis entoure complètement chaque tétrade. Le matériel inclus initialement dans les vésicules de la plaque cellulaire (flèches) est bien visible entre les tétraspores, contrairement à la paroi spéciale proprement-dite. Au voisinage du dièdre proximal des tétraspores, le plasmalemme est bordé par une nappe du reticulum endoplasmique.
Le plan de cette section est approximativement perpendiculaire aux arêtes des dièdres proximaux des quatre tétraspores, arêtes qui sont presque parallèles entre elles dans cette tétrade. x 5.600.

Fig. 2 : Même stade, paroi spéciale séparant le tapis (T) et deux tétraspores (Sp). La paroi fibrillaire dense (Ps) qui isole les tétraspores du tapis est fine. Entre les tétraspores, le contenu des vésicules de la plaque cellulaire (Pc) forme une nappe d'amas granulo-fibrillaires séparée des cellules par un réseau fibrillaire peu dense, identique -à sa densité près- à celui qui constitue la paroi péri-tétradique et en continuité avec lui. Des vésicules extra-cellulaires (Ve) sont rassemblées contre le plasmalemme de l'une des tétraspores. x 40.000.

Fig. 3 : Même stade ; portion de tétraspore et paroi spéciale séparant deux tétraspores. Au voisinage du plasmalemme tétrasporal sinueux, la paroi spéciale forme une frange granulo-fibrillaire plus dense. Dans la tétraspore, un dictyosome (D), produit des vésicules (flèches) renferment un matériel dont l'aspect rappelle celui des éléments de la paroi spéciale. x 50.000.

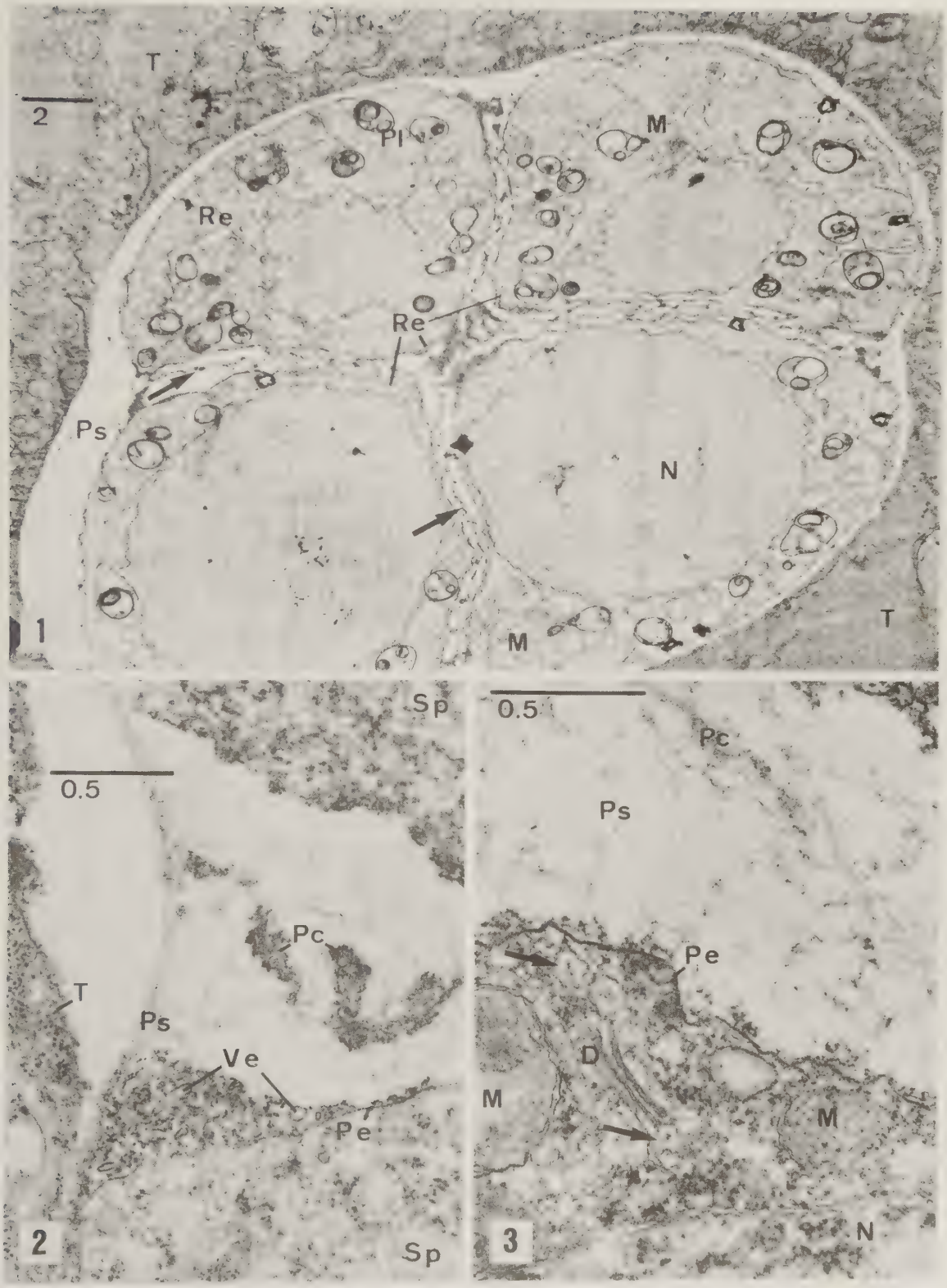

T
2
Pl
M
Re
Re
Ps
N
1
M
T
Sp
0.5
Pc
Ps
Pc
T
Ps
Ve
Pe
2
Sp
0.5
Pe
D
M
M
3
N

PLANCHE 30

Blechnum spicant

Fixateur : OsO4.

Contrastants : Acétate d'Uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Début de formation de la crête proximale. L'une des tétraspores (bas de la figure), coupée suivant son plan de symétrie transversal, montre l'amorce du retraît du cytoplasme de part et d'autre de son plan de symétrie longitudinal.
Cette tétrade présente l'agencement typique des "tétrades décussées à angle droit". x 3.000.

Fig. 2 : Coupe transversale de tétraspore, proche du pôle proximal. La crête proximale (Cp) est formée. Elle est très étroite à son sommet ; ses flancs sont presque lisses, alors que la face distale de la tétraspore est très sinueuse. A ce stade, aucune paroi ne recouvre encore le plasmalemme tétrasporal. x 7.500.

Fig. 3 : Même stade, sommet de crête proximale sectionnée loin du pôle proximal. Le sommet de la crête est moins pincé qu'au voisinage du pôle. La nappe de reticulum endoplasmique (Re) qui borde le plasmalemme dans cette région est peu étendue. Quelques microtubules (Mt) ont été sectionnés transversalement. x 50.000.

Fig. 4 : Région équatoriale de tétraspore. Deux des trois vésicules golgiennes visibles sur la figure sont nettement raccordées au plasmalemme (flèches); elles paraissent déverser leur contenu -dont l'aspect granuleux est identique à celui de la paroi spéciale- dans l'espace environnant la tétraspore. x 50.000.

Fig. 5 : Détail du tapis au même stade. Les dictyosomes abondants produisent des vésicules au contenu clair. Ces dernières fusionnent en vésicules plus grandes qui viennent, selon toute apparence, se raccorder au plasmalemme et déverser leur contenu dans les loges tétradiques (voir bas de la figure 6). x 50.000.

Fig. 6 : Face distale de tétraspore (Sp) et tapis (T). Après fixation osmique la paroi spéciale présente un aspect granuleux, comparable à celui des vésicules golgiennes des tétraspores. Le contour sineux de la face distale des tétraspores provient en partie de l'existence d'invaginations du plasmalemme au contenu clair (flèches). x 50.000.

Fig. 7 : Face distale de tétraspore. La plupart des éléments du R.E. de chaque tétraspore sont soit disposés encore en cylindres concentriques, soit, comme ici, groupés en un ensemble de nappes parallèles. Les grandes vésicules claires (V) correspondent vraisemblablement à des invaginations du plasmalemme qui se sont refermées et migrent dans le cytoplasme. x 50.000.

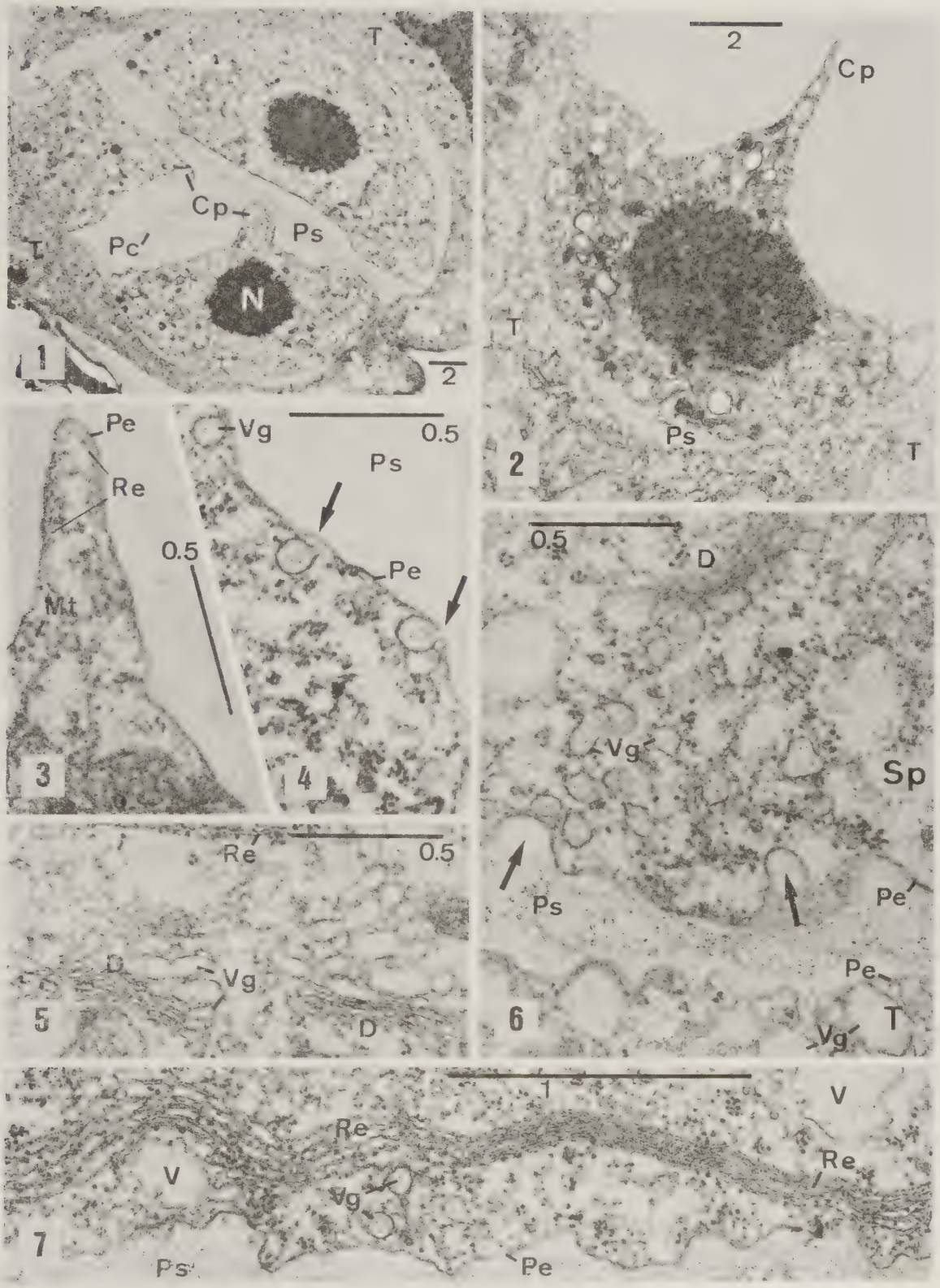

T
Cp
Pc
Ps
N
1
2
Cp
T
Ps
2
T
Pe
Vg
0.5
Ps
Re
0.5
Pe
Mt
3
4
0.5
D
Vg
Sp
Ps
Pe
Pe
Vg
T
6
Re
0.5
D
Vg
5
D
1
V
Re
Re
V
Vg
7
Ps
Pe

PLANCHE 31

Blechnum spicant

Fixateurs : Formaldéhyde / OsO_4.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de plomb.

Fig. 1 : Portion de coupe de tétrade fixée au moment du retraît du cytoplasme de la crête proximale. Un sphéroïde granuleux est visible dans l'extrémité d'une tétraspore (en haut à gauche) sectionnée longitudinalement. x 5.000.

Fig. 2 : Même stade, zone proximale de tétraspore. La paroi néoformée, très fine au sommet pincé du pli, présente une épaisseur maxima de part et d'autre de la base du pli. Quelques chevauchements sont visibles (flèches). Le cytoplasme (Cy) de la crête n'occupe plus que la base du pli en formation. x 50.000.

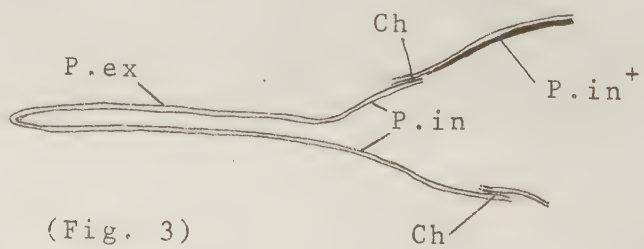
Fig. 3 : Détail du sommet du pli proximal en voie de formation. Près du sommet, la paroi paraît constituée de deux pellicules très fines (ou d'une pellicule tripartite...). La "pellicule" interne est plus épaisse dans la partie renflée du pli où quelques chevauchements sont visibles (flèches). x 75.000.

Fig. 3 : - Schéma. Ch : chevauchements ; P.ex : pellicule externe ; P.in : pellicule interne ; P.in + : pellicule interne épaissie.

Fig. 4 : Même stade, zone distale de tétraspore. La paroi présente dans cette région les mêmes caractéristiques que dans la partie moyenne du pli : elle semble formée de deux pellicules parallèles dont la plus interne est épaissie (flèches). x 75.000.

Fig. 5 : Zone proximale de tétraspore plus âgée. Le cytoplasme s'est complètement retiré du pli proximal. Les traces de la structure initiale de la paroi ont presque complètement disparu. Le pli est encore irrégulièrement resserré sur toute sa longueur. x 25.000.

Fig. 6 : Même stade que la figure précédente ; coupe de tétraspore passant près d'une extrémité du pli proximal. Les éléments divers abandonnés dans le pli par le cytoplasme lors du retraît de la crête sont pour la plupart concentrés dans des invaginations du plasmalemme (flèche). La section a rencontré un sphéroïde granuleux. x 20.000.



(Fig. 3)

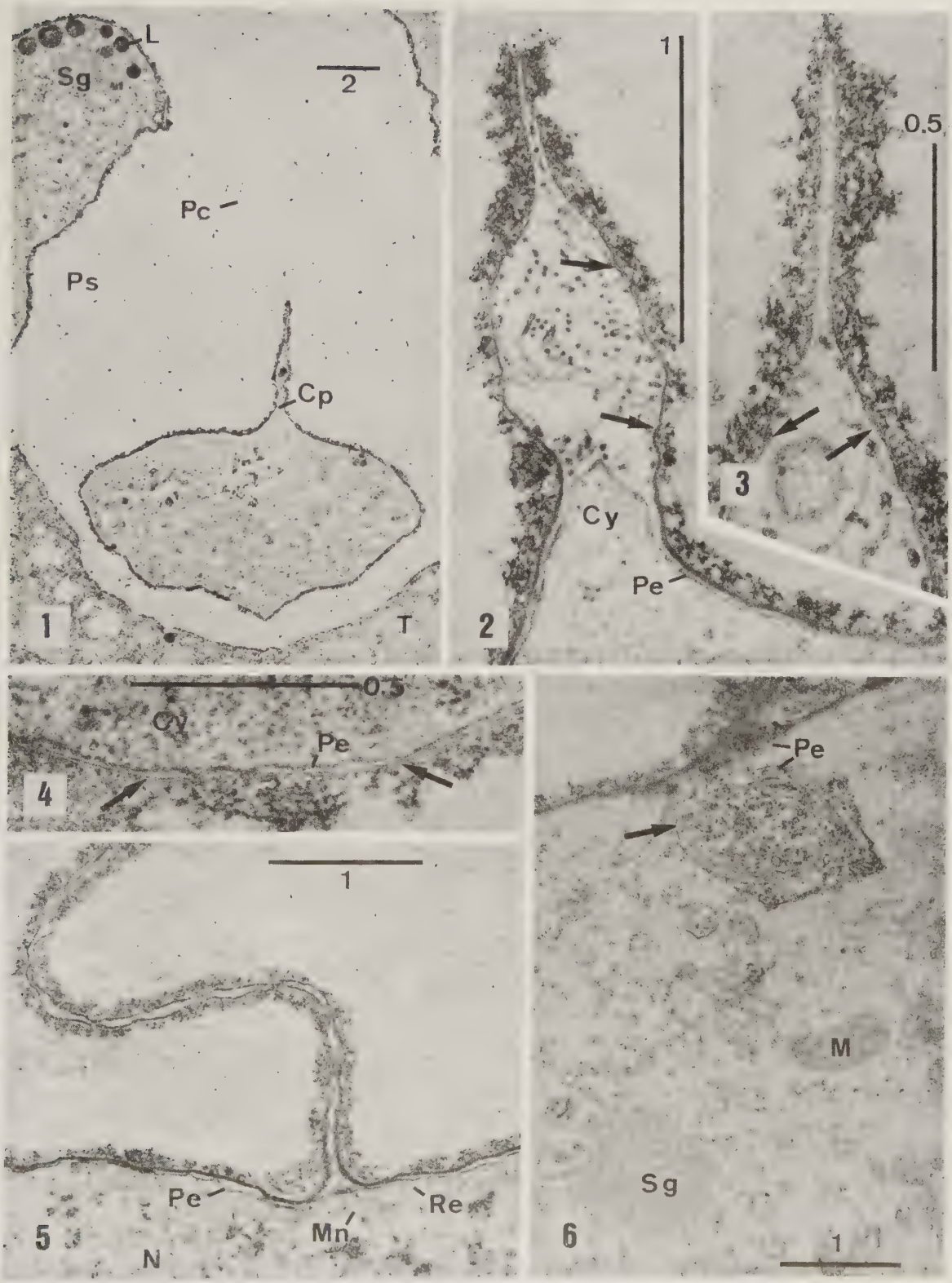

L
Sg
2
Pc
Ps
Cp
1
T
1
0.5
3
Cy
Pe
2
0.5
Cy
Pe
4
1
Pe
Re
5
Mn
N
Pe
M
Sg
6
1

PLANCHE 32

Blechnum spicant

Fixateurs : Fig. 1 à 3 et 6 à 8 : Formaldéhyde / Os04.
Fig. 4, 5 : Os04.

Contrastants : Fig. 1 à 7 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.
Fig. 8 : sans contrastant.

Fig. 1 : Base du pli proximal. La couche interne (Ei) a atteint, à très peu de choses près, son épaisseur définitive. Les deux côtés du pli devenus rectilignes, délimitent la fente apertura-le étroite (Fa). Près de la base du pli, on observe par places une fine pellicule superficielle isolée du reste de la couche par une ligne claire (flèche). x 50.000.

Fig. 2 : Même stade ; dictyosome près de la face distale d'une tétraspore. Depuis le début de l'organisation de la première couche de l'exospore, les dictyosomes des tétraspores paraissent très peu actifs. x 50.000.

Fig. 3 : Même stade ; reticulum endoplasmique dans une tétraspore. Un certain nombre de nappes du R.E. (lisses) sont disposées en cylindres concentriques. Les nappes périphériques, "déroulées", se chargent de ribosomes. x 25.000.

Fig. 4 : Avancée du tapis dans l'espace séparant deux tétraspores. Les dictyosomes du tapis sont très actifs. Le tapis renferme de nombreuses vésicules de grande taille, dont le contenu a l'aspect de celui des vésicules golgiennes ; ces vésicules sont souvent reliées entre elles et communiquent avec la cavité de la loge tétradique (flèches). 25.000.

Fig. 5 : Premier stade de l'élaboration de la strate fissurée au niveau de la base du pli proximal. Des petits mamelons épars s'édifient sur la couche interne de l'exospore (pointes de flèches). -Une vésicule écrasée limitée par une membrane identique au plas-malemme (flèche) est visible dans l'amas sous-apertural. x 75.000.

Fig. 6 : Tétraspore un peu plus âgée. Les mamelons se sont dévelop-pés et multipliés de part et d'autre de la base du pli. xx50.000.

Fig. 7 : Pli proximal de tétraspore fixée à un stade plus avancé. La partie de la face proximale proche du pli et la base de celui-ci sont complètement recouvertes par des verrues juxtaposées. La région moyenne du pli porte des mamelons isolés et encore peu dé-veloppés. Le sommet du pli est nu. x 50.000.

Fig. 8 : Même stade que la figure précédente ; face latérale de tétraspore. Dans cette région, la couche interne ne porte, à ce stade, que quelques mamelons épars et peu développés (flèches). x 50.000.

0.5
Fa
Ei
No
Pe
1
0.5
D
Pe
Ei
2
Ei
Re
3
1
1
Lt
D
L
4
0.2
Fa
Ei
No
Pe
5
0.5
Fa
Ei
Fa
0.5
6
No
Ei
No
Pe
7
Cy
Pe
Ei
8
0.5

PLANCHE 33

Blechnum spicant

Fixateurs : Fig. 1,2,5 : Formaldéhyde / OsO4.
Fig. 3 : OsO4.
Fig. 4 : Glutaraldéhyde / OsO4.

Contrastants : Fig. 1 : NO3Ag + Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.
Fig. 2 à 5 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Fin de la formation de la strate fissurée ; zone proximale et face distale (Fd) de tétraspore. La strate fissurée (Sf) est beaucoup plus développée sur la face proximale et sur la base du pli. Le sommet du pli est resté nu. L'absence de dépôt d'argent à leur niveau souligne les fissures qui atteignent la surface de la couche interne de l'exospore. Bien qu'un dépôt grossier d'argent se soit produit au niveau de la frange granulo-fibrillaire qui enveloppe les tétraspores, un grandissement plus élévé permettrait de constater que, comme le matériel emprisonné dans les fissures, ces granules et fibrilles ne fixent pas les grains d'argent. x 22.000.

Fig. 2 : Zone proximale et face distale (Fd) de tétraspore plus âgée. La strate fissurée -dont la structure particulière est très peu visible sur cette section- est recouverte par un dépôt qui atténue ses irrégularités superficielles. Ce dépôt présente cependant quelques discontinuités (flèches) qui correspondent aux futurs canaux de l'exospore externe. x 25.000.

Fig. 3 : Détail de la couche externe de l'exospore montrant les fibrilles enrobées dans la couche en formation (flèche). x 75.000.

Fig. 4 : Bourrelet apertural en formation. La strate fissurée (Sf) est recouverte par un épais dépôt continu ; les inégalités superficielles de la paroi ont complètement disparu. Le sommet du pli proximal est toujours nu. (L'ouverture de la fente aperturale ainsi que la déchirure de l'amas sous-apertural (Am) et du plasmalemme sont dus à la mise sous vide partiel des spores au cours de leur préparation.). x 25.000.

Fig. 5 : Bourrelet apertural plus âgé. Le dépôt recouvre maintenant uniformément le sommet du pli proximal et l'ensemble de la paroi préformée. x 25.000.

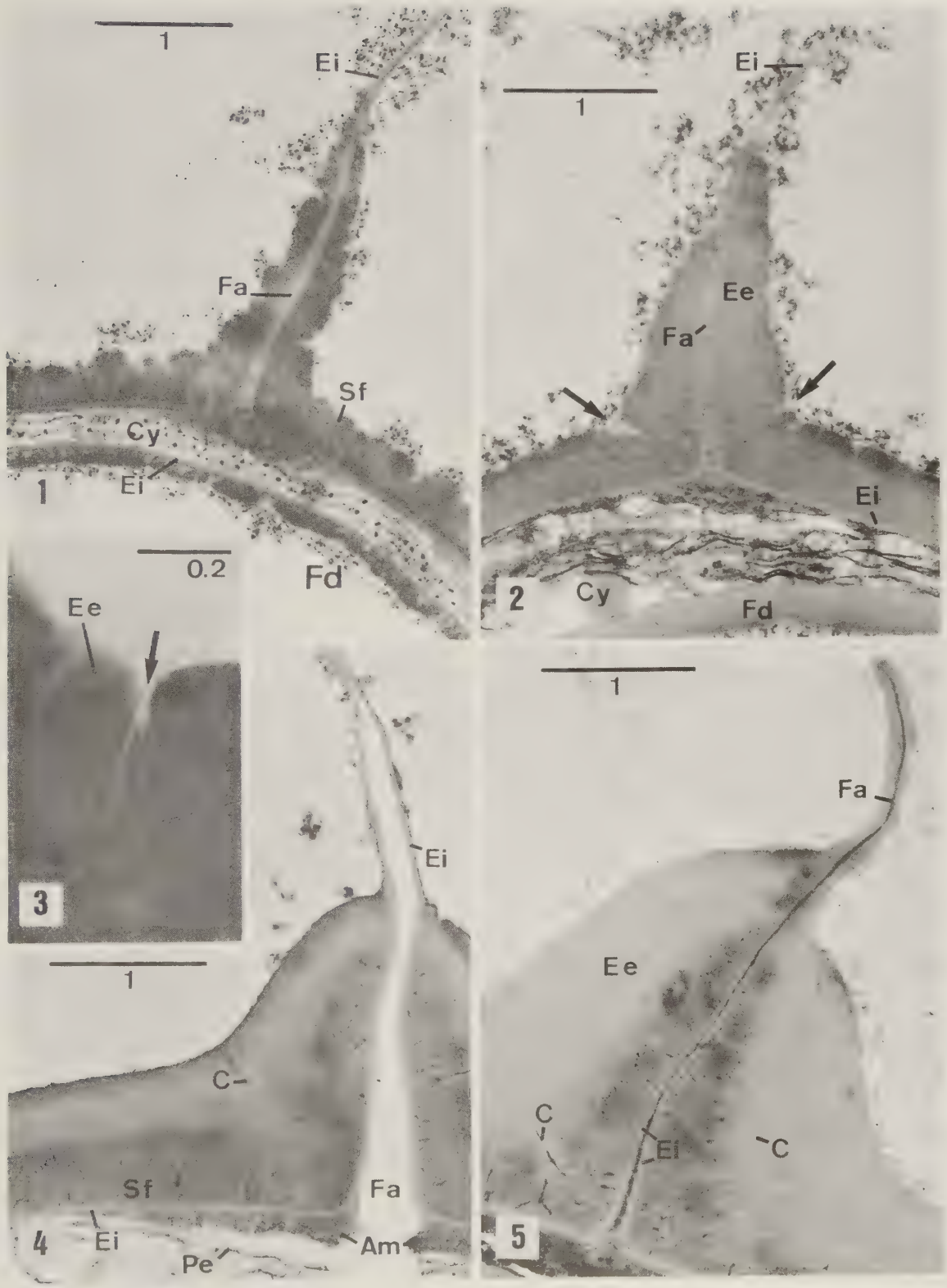

1
Ei
Fa
Sf
Cy
Ei
1
Fd
0.2
Ee
3
1
Ei
C
Sf
Fa
4
Ei
Pe
Am
1
Fa
Ee
C
Ei
C
5
Ei
1
Ee
Fa
Cy
2
Fd
Ei

PLANCHE 34

Blechnum spicant

Fixateurs : Fig. 1,2 : Formol non tamponné.
Fig. 3,4 : Formaldéhyde / OsO4.

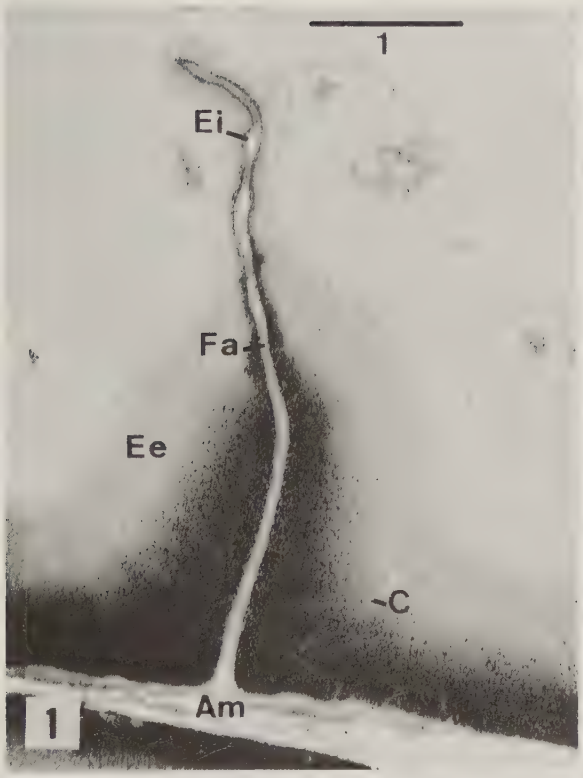
Contrastants : Fig. 1,2 : NO3Ag.
Fig. 3,4 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

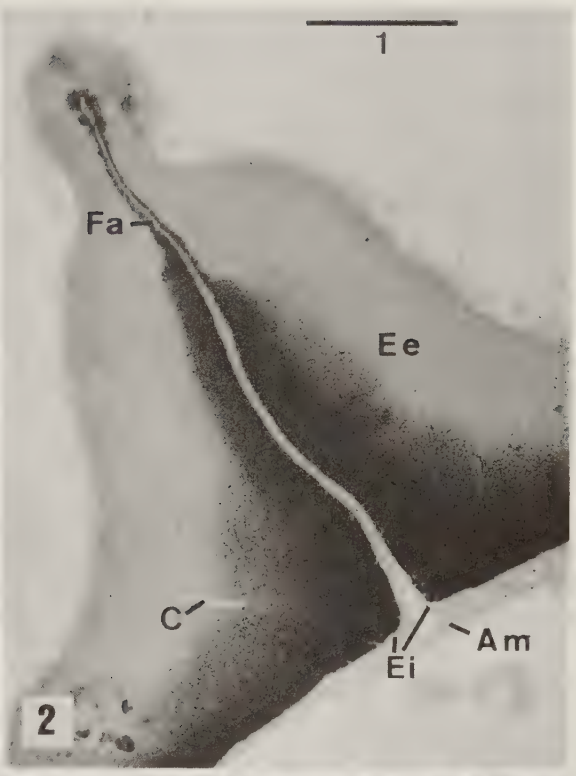
Fig. 1 : Bourrelet apertural en fin de formation. La couche recouvrant le sommet du pli proximal s'épaissit. Le dépôt d'argent est très dense sur la partie profonde de la couche externe de la paroi ; les grains d'argent sont de moins en moins serrés vers la surface externe. D'autre part, il y a à ce stade précipitation de grains d'argent sur l'amas sous-apertural (Am), la couche interne et dans la fente aperturale. x 20.000.

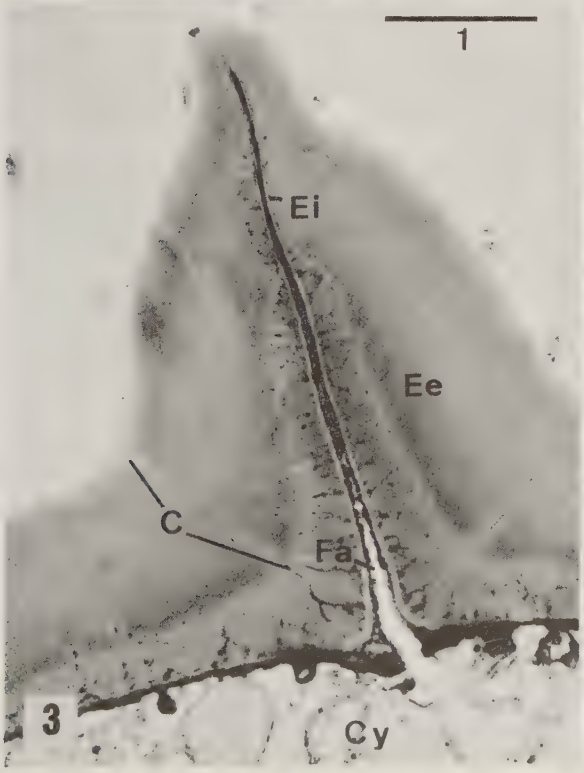
Fig. 2 : L'épaississement de la paroi et de l'arête sus-aperturale est presque terminé. La largeur de la partie de la couche externe sur laquelle l'argent précipite de façon intense diminue quelque peu ; l'argent ne se dépose plus dans la zone superficielle de cette couche. D'autre part, il n'y a plus dépôt de grains d'argent sur l'amas sous-apertural (Am) : seules la fente aperturale et la partie de la couche interne formant le pli proximal ont fixé des grains du métal. x 20.000.

Fig. 3 : Bourrelet apertural complètement formé. L'arête sus-aperturale est relativement courte : le bourrelet a été sectionné assez loin du pôle proximal. La structure de la strate fissurée est très nette sur cette coupe. x 20.000.

Fig. 4 : Même stade (cette figure et la précédente proviennent de sections du même sporange) ; tapis entre deux loges tétradiques. Au moment où la formation de l'exospore est achevée, les éléments du cytoplasme du tapis (noyaux, R.E., mitochondries, plastes, dictyosomes...) sont parfaitement conservés. x 25.000.


1
Ei
Fa
Ee
C
Am
1


1
Fa
Ee
C
Ei
Am
2


1
Ei
Ee
C
Fa
3
Cy

Lt
M
Mo
N
D
Re
Lt
4
1

PLANCHE 35

Blechnum spicant

Fixateurs : Fig. 1 et 3 à 6 : Formaldéhyde / Os04.
Fig. 2 : Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Sommet de bourrelet apertural "mûr". L'arête sus-aperturale est assez courte sur cette section ; sa structure est nette. La surface de l'exospore porte de petites "plaques" éparses, paraissant formées de deux lignes sombres séparées par un espace clair (flèches), et des amas granuleux sans structure précise. x 75.000.

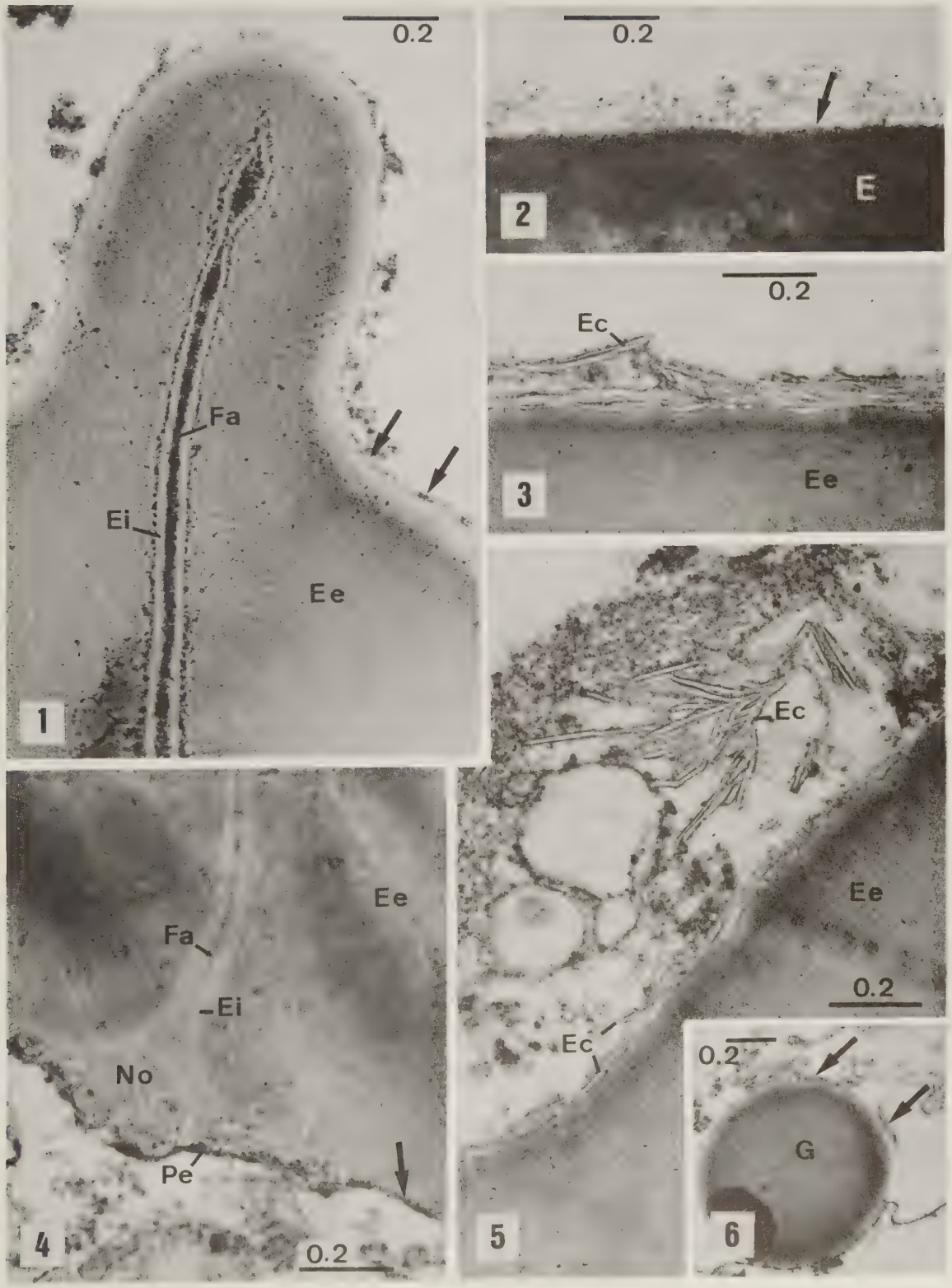
Fig. 2 : Stade très voisin sinon identique ; surface d'exospore après fixation osmique simple. Les petites "plaques" (flèche) sont peu visibles. L'exospore est recouverte de fibrilles plus ou moins régulièrement disposées parallèlement à sa surface. x 75.000.

Fig. 3 : "Ecailles" (Ec) en cours de formation. Ces éléments sont généralement plaqués contre l'exospore ; ils forment une couche plus ou moins épaisse suivant les points. x 75.000.

Fig. 4 : Même stade, base de fente aperturale. L'aspect de l'amas de nodules et de granules placé sous l'aperture ne s'est pas modifié depuis la mise en place du pli proximal. De part et d'autre de cet amas, le plasmalemme sporal est séparé de la couche interne de l'exospore par un espace très étroit occupé par quelques granules (flèche). x 75.000.

Fig. 5 : "Ecailles" (Ec) formées. Une couche peu épaisse mais continue d'écailles recouvre le flanc d'un bourrelet apertural. On peut voir en outre un "bouquet d'écailles" isolé de l'exospore au milieu de vésicules et d'amas divers provenant du tapis en voie de destruction. x 75.000.

Fig. 6 : Même stade ; globule (G) isolé dans le tapis désorganisé. Cet élément porte des écailles (flèches) comparables à celles qui se sont organisées sur l'exospore des jeunes spores. x 40.000.


0.2
Fa
Ei
Ee
1
0.2
E
2
0.2
Ec
Ee
3
Ec
Ee
0.2
Ec
0.2
G
6
5
Ee
Fa
Ei
No
Pe
4
0.2

Blechnum spicant

Fixateurs : Fig. 1,3,4 : Glutaraldéhyde / OsO4.
Fig. 2 : Formaldéhyde / OsO4.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb/

Fig. 1 : Sommet de bourrelet apertural. Au niveau du sommet du pli proximal, on peut voir sur cette coupe une légère malformation (dédoublement de la ligne de granules bordant l'exospore interne) qui s'est produite, probablement, au moment de l'édification de l'arête sus-aperturale autour du sommet du pli. L'exospore est recouverte par la couche d'écailles (Ec) imbriquées ; cette couche est elle-même recouverte, et ses interstices colmatés, par une substance très sombre. De nouveaux feuillets appartenant à la périspore et formés de la même substance sombre, se sont constitués à la périphérie des spores ; ils paraissent composés d'éléments qui présentent une organisation tubulaire (flèches). x 50.000.

Fig. 2 : Même stade, feuillet superficiel (Fs) de la périspore. Ce feuillet a une organisation plus régulière que les feuillets sous-jacents ; il paraît constitué d'éléments tubulaires juxtaposés et intimement soudés entre eux sur une seule épaisseur. x 75.000.

Fig. 3 : Même stade ; feuillets profonds de la périspore. La disposition tubulaire de la substance sombre est plus nette ici, en particulier au niveau des "manchons" sectionnés transversalement (flèches). x 75.000.

Fig. 4 : Même stade, tapis à proximité d'une spore. Les lambeaux de tapis épars dans la cavité sporangiale sont constitués de fragments de membranes et de vésicules de tailles diverses, parmi lesquels on reconnaît parfois les restes d'organites cellulaires. A ce stade, ces éléments sont souvent recouverts et environnés d'une "poussière" de granules. (P = feuillet superficiel de la périspore d'une spore). x 25.000.

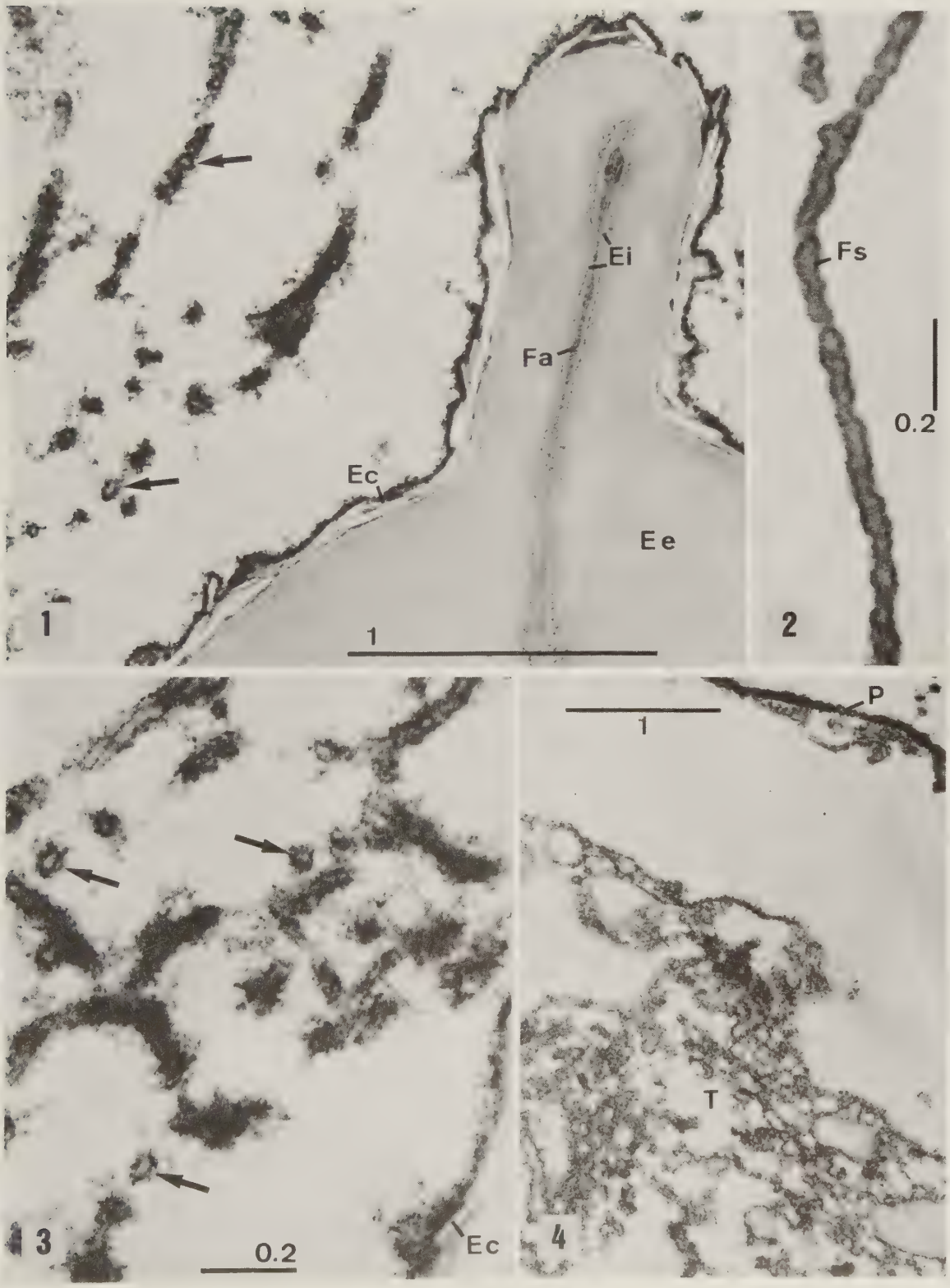

Ei
Fa
Ec
Ee
1
1
2
Fs
0.2
3
0.2
Ec
1
P
T
4

PLANCHE 37

Blechnum spicant

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Vue d'ensemble de la région proximale d'une spore presque mûre (fixée au moment où commençait le dépôt qui recouvre la substance sombre de la périspore). Le pli proximal, et de ce fait l'arête sus-aperturale, sont quelque peu contournés. La périspore a conservé sa disposition normale : la périspore interne est moulée sur l'exospore ; la péripsore externe forme un vaste pli saillant au-dessus du bourrelet ; seuls, quelques uns des éléments reliant les deux parties de la périspore ont été rompus. L'amas sous-apertural n'a pas subi de modifications ; en dehors de cette zone, le cytoplasme et l'exospore sont très proches l'un de l'autre : aucune couche nouvelle ne s'est formée à la surface du plasmalemme. x 15.000.

Fig. 2 : Même stade, globules (G) de la cavité sporangiale. Ces globules sont pour la plupart groupés contre la paroi squelettique (Ms) limitant la cavité sporangiale. Les écailles qui se sont formées à leur contact ont été recouvertes par un dépôt de substance sombre. En même temps, des éléments de feuillets (FP) analogues aux feuillets de la périspore externe se sont organisés à leur voisinage. Au cours de la sporogenèse, aucun dépôt ne s'est produit au niveau de la paroi squelettique. x 40.000.

Fig. 3 : Périspore mûre ; coupe transversale de tubes de la périspore externe, montrant les deux manchons concentriques et la lumière centrale. x 100.000.

Fig. 4 : Périspore mûre. Un élément tubulaire (flèche) joint la périspore interne (Pi) aux feuillets (FP) et tubes de la périspore externe. Cette figure montre à la fois des sections transversales et des sections longitudinales des éléments de la périspore. x 75.000.

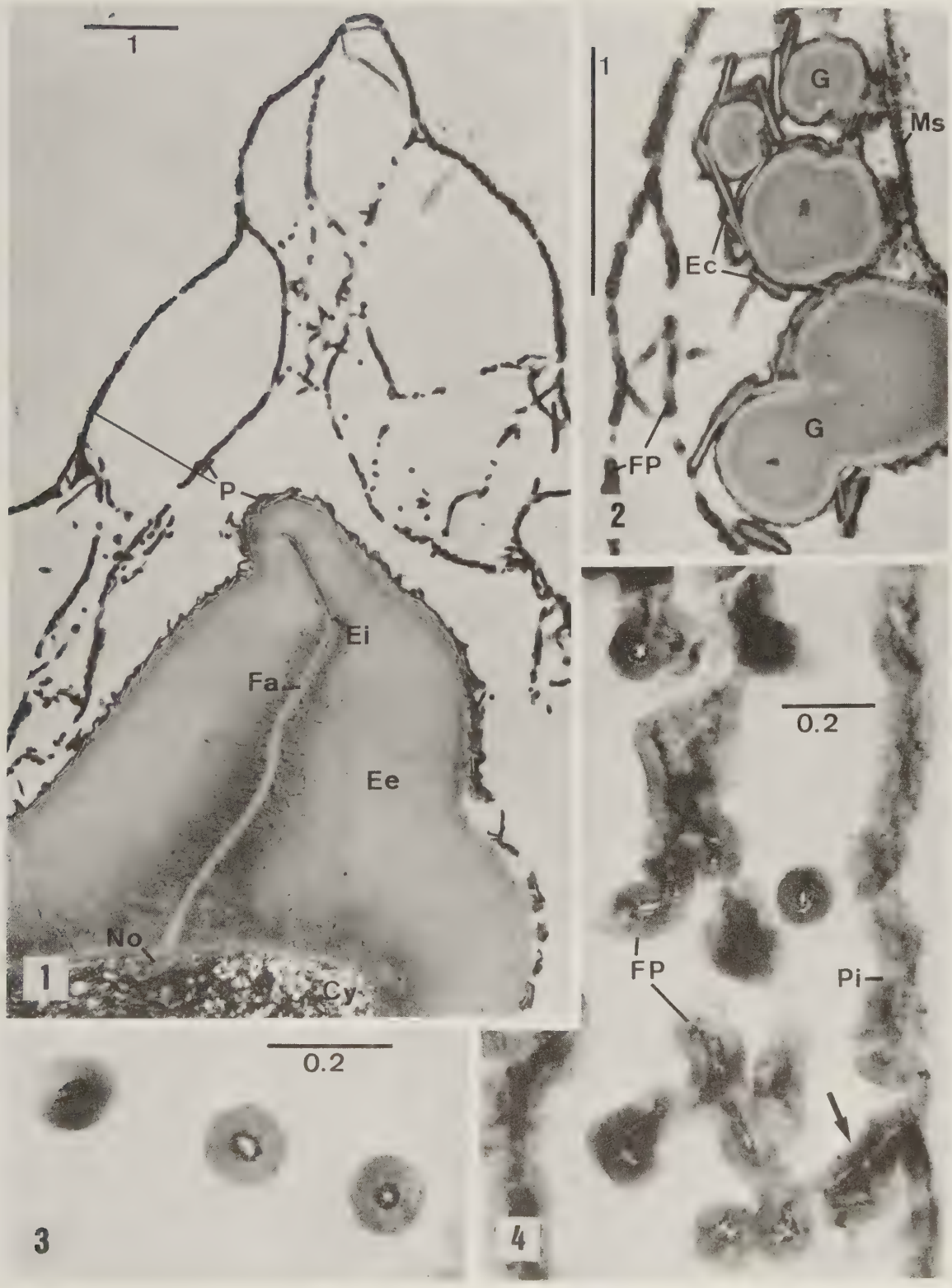

1
P
Ei
Fa
Ee
No
Cy
1
0.2
3
1
G
Ms
Ec
G
FP
2
0.2
FP
Pi
4

PLANCHE 38

Blechnum spicant

Fig. 1 : Photographie de spore réalisée au moyen du microscope électronique à balayage.
Fig. 2,3,6 : Spores acétolysées, post-traitées par MnO4K.
Fig. 4,5 : Spores acétolysées, non traitées par MnO4K.

Fig. 1 : La périspore déchirée et partiellement arrachée laisse apercevoir l'exospore. L'aspect rugueux de la surface de cette dernière est dû au fait qu'une partie des écailles de la périspore interne est restée collée sur l'exospore. La périspore vue par la tranche montre la disposition de ses diverses parties ; on aperçoit les orifices ménagés dans les feuillets qui séparent les alvéoles. x 5.500.

Fig. 2 : Bourrelet apertural de spore acétolysée. La fente aperturale est distendue dans sa partie profonde ; à sa base, les nodules de l'amas sous-apertural sont conservés (No). Une couche irrégulière (Ec), plus ou moins décollée, recouvre l'exospore. x 10.000.

Fig. 3 : Base de bourrelet. Les fissures et canaux de l'exospore externe ont été vidés de leur contenu et dilatés par l'acétolyse ; ce phénomène met en évidence, par contraste, l'exospore interne, continue et homogène. La zone superficielle de l'exospore a été corrodée par endroits ; elle est recouverte par une couche (Ec) de texture différente appartenant à la périspore. x 25.000.

Fig. 4 : Périspore acétolysée. Les divers feuillets de cette paroi résistent à l'acétolyse, à l'exception des écailles de la périspore interne. x 35.000.

Fig. 5 : Détail de la périspore acétolysée. On reconnaît parfaitement les deux manchons concentriques d'un élément tubulaire (flèche) de la périspore externe. Après acétolyse et sans traitement par MnO4K, le manchon interne paraît très clair. x 75.000.

Fig. 6 : Surface de l'exospore et feuillets profonds de la périspore. La structure des écailles de la périspore interne n'est plus visible après acétolyse, bien que leur substance paraisse conservée (Ec). Le traitement par MnO4K renforce le contraste de la substance constituant le manchon interne (flèche) des éléments tubulaires de la périspore externe. x 75.000.

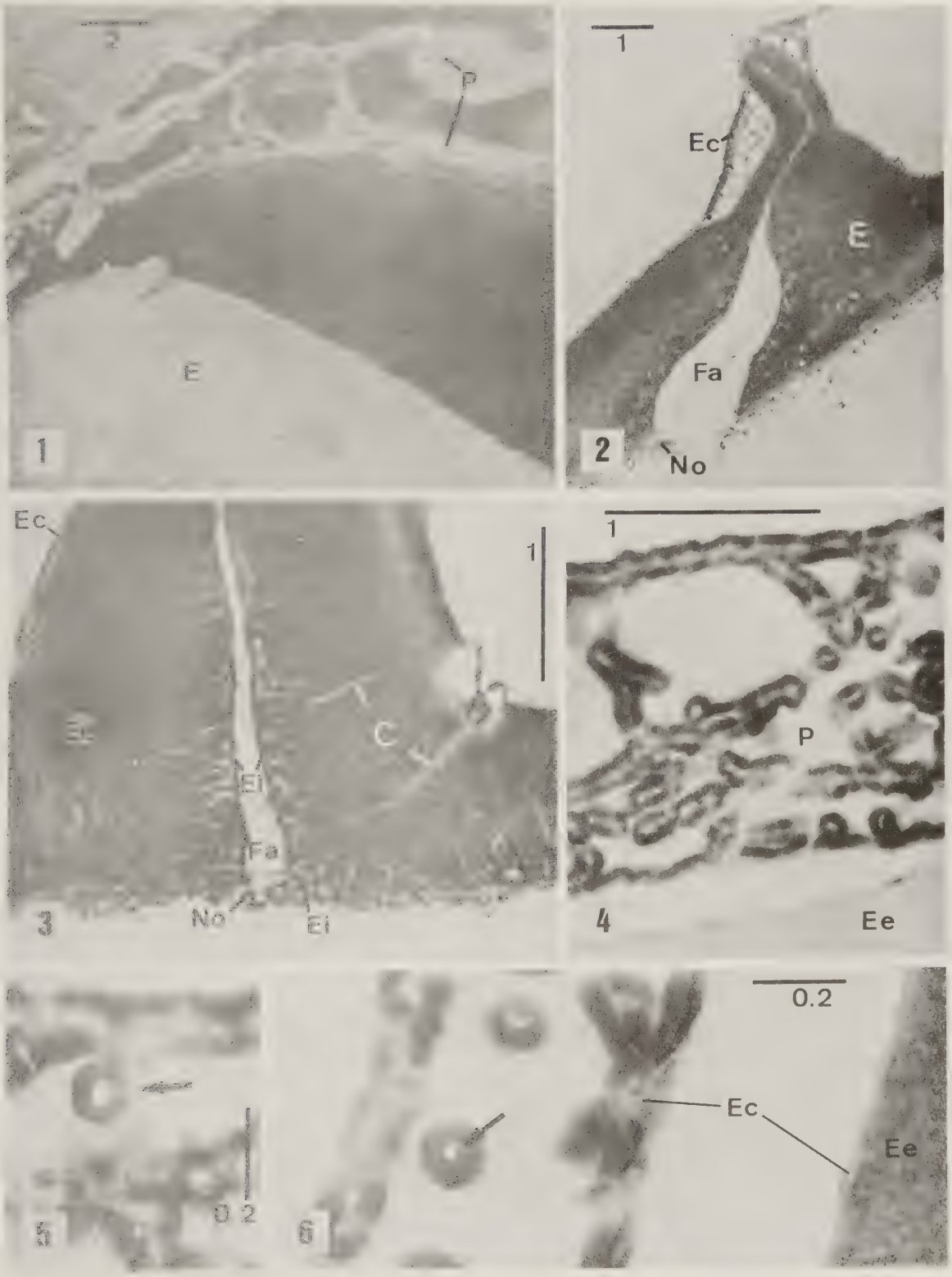

2
P
E
1
1
Ec
E
Fa
2
No
Ec
1
Ei
C
Ei
Fa
3
No
Ei
1
P
4
Ee
0.2
5
0.2
6
Ec
Ee

PLANCHE 39

Blechnum spicant
(spores germées)

Fixateurs : Formaldéhyde / OsO4.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Face distale de spore mise en culture et fixée avant l'ouverture de l'exospore. L'endospore (EN) vient de se former ; elle est en partie décollée de l'exospore. Ce cliché montre les différents feuillets de la périspore. La périspore interne est détachée de l'exospore, sur laquelle une partie des écailles (Ec) est restée collée. Des lamelles très contrastées (flèche) adhèrent au feuillet superficiel de la périspore externe. x 50.000.

Fig. 2 : Zone aperturale de spore germée. L'exospore s'est rompue au sommet de la fente aperturale. L'endospore se prolonge autour du filament germinatif. La pseudo-endospore (PE) est visible en arrière de la moitié de l'amas sous-apertural resté en place (No). x 35.000.

Fig. 3 : Même région d'une autre spore germée. La pseudo-endospore relativement épaisse en arrière de l'amas sous-apertural se prolonge vers la face latérale de la spore en une pellicule peu visible ; en face de la lèvre du bourrelet ouvert, elle s'est étirée et forme une couche très fine (flèches) qui isole l'exospore du prolongement de l'endospore. Cette spore a très probablement été extraite du sporange avant la fin de sa maturation (ce qui n'a pas empêché une germination parfaitement normale) ; la formation du "manchon extérieur" des feuillets de la périspore n'a pas eu le temps de se réaliser : la périspore, insuffisamment consolidée, s'est tassée contre l'exospore. x 15.000.

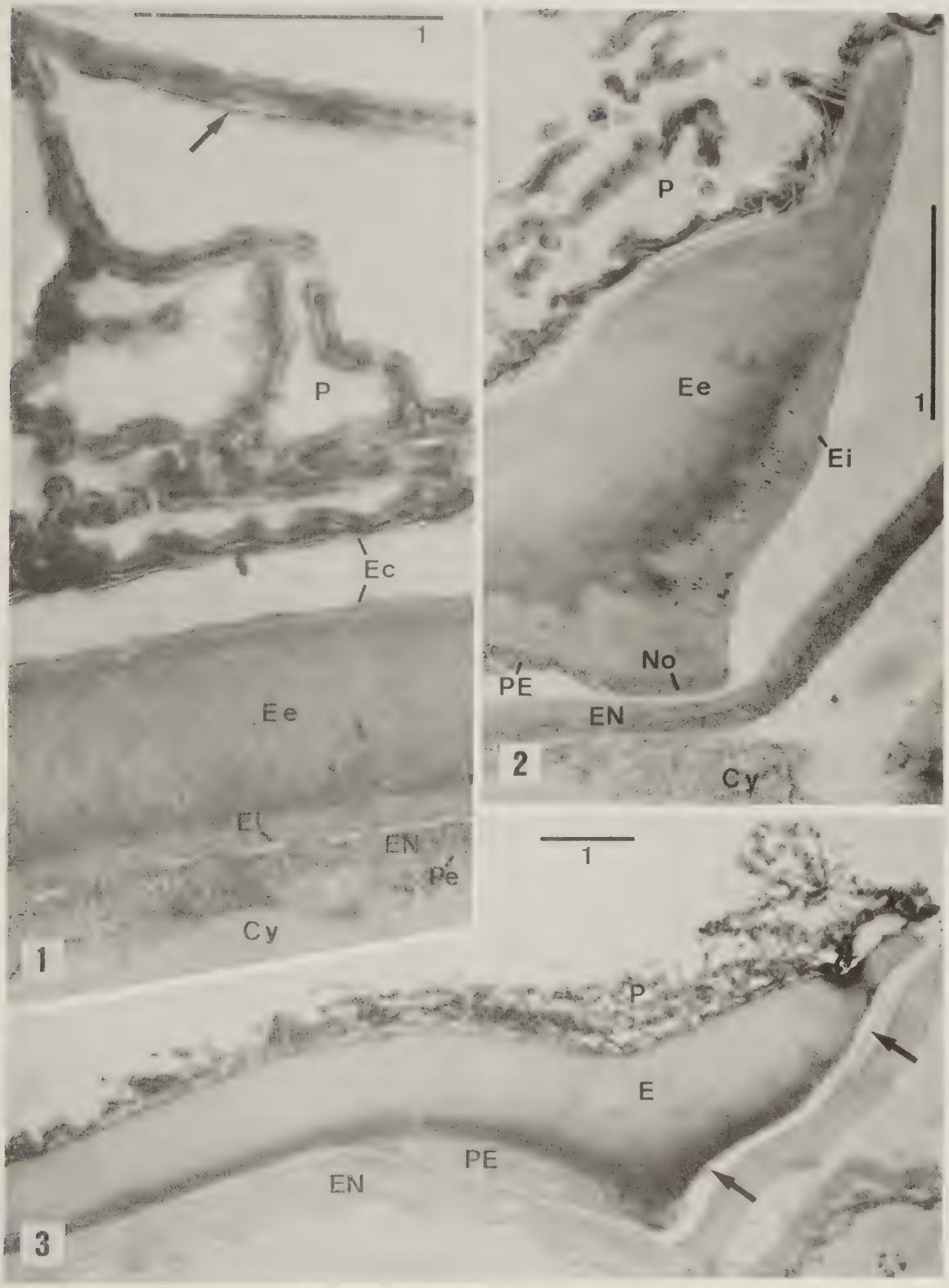

1
P
Ec
Ee
Ei
EN
Pe
Cy
1
P
Ee
Ei
1
No
PE
EN
2
Cy
1
P
E
PE
EN
3

PLANCHE 40

Anemia phyllitidis

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

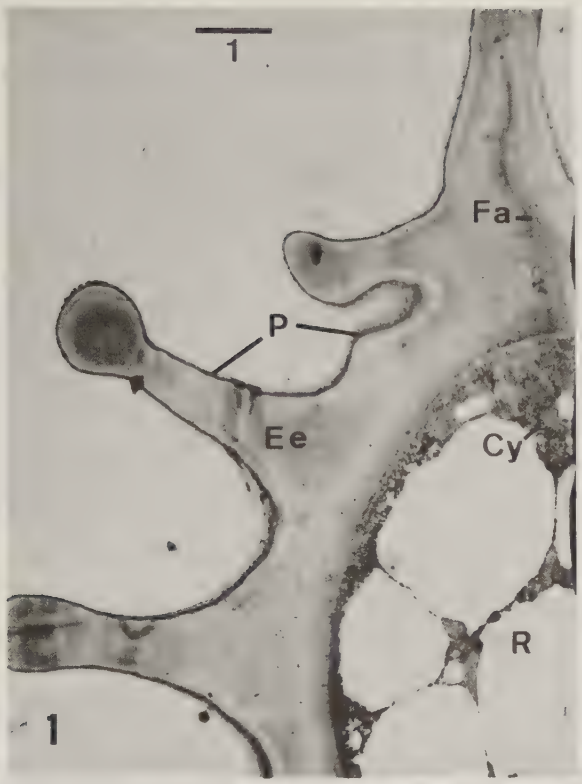
Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

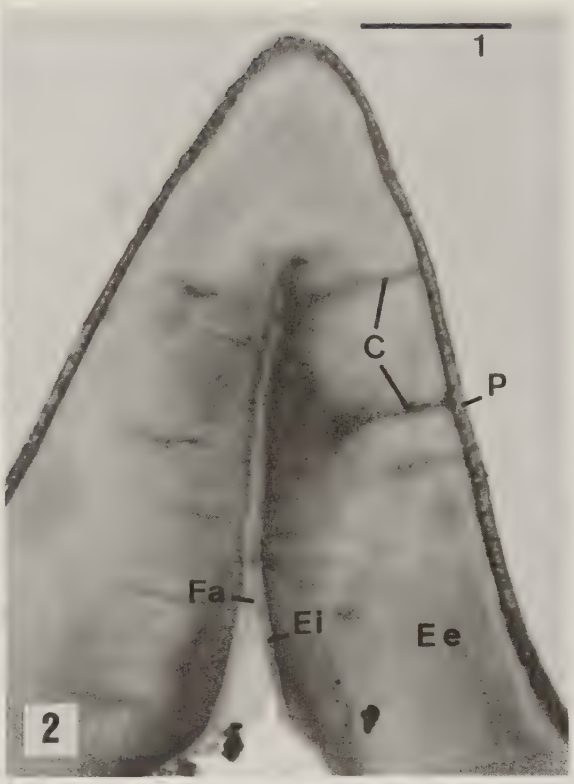
Fig. 1 : Bourrelet apertural (sectionné près du pôle proximal) et face proximale. L'ornementation, très développée chez cette espèce, est constituée par l'exospore externe. La périspore est étroitement appliquée contre l'exospore ; elle est plus épaisse entre les côtes que sur les parties proéminentes du relief sporal. x 5.000.

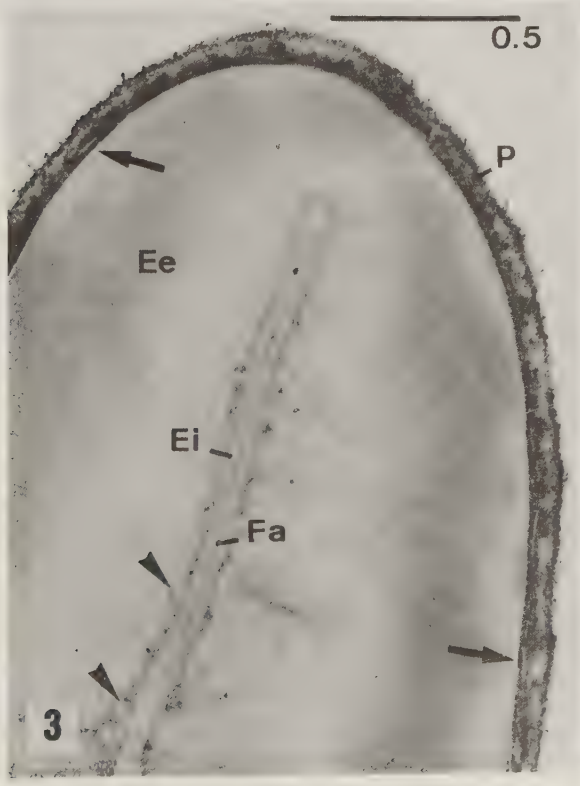
Fig. 2 : Bourrelet apertural sectionné à une certaine distance du pôle proximal. L'exospore interne est nette au niveau de la base légèrement déformée du pli proximal. Les canaux joignant la strate fissurée de l'exospore externe à la surface de la paroi sont abondants. Certains d'entre eux aboutissent à proximité de la partie supérieure du pli. x 20.000.

Fig. 3 : Détail du sommet du bourrelet. L'extrémité de la strate fissurée (pointes de flèches) est visible sur l'un des côtés du pli proximal. La périspore de cette spore présente un aspect hétérogène du fait de la répartition irrégulière de ses granules ; la partie profonde de cette paroi renferme des éléments rappellant les écailles de *B. spicant* (flèches). x 50.000.

Fig. 4 : Détail de la périspore. Les systèmes lamellaires (écailles?) sont séparés de l'exospore par une fine couche de granules (flèches). Chez cette spore, la périspore présente une texture granuleuse sur un fond plus ou moins nettement fibrillaire, uniforme sur toute son épaisseur. x 75.000.


1
Fa
P
Ee
Cy
R
1


1
C
P
Fa
Ei
Ee
2


0.5
P
Ee
Ei
Fa
3

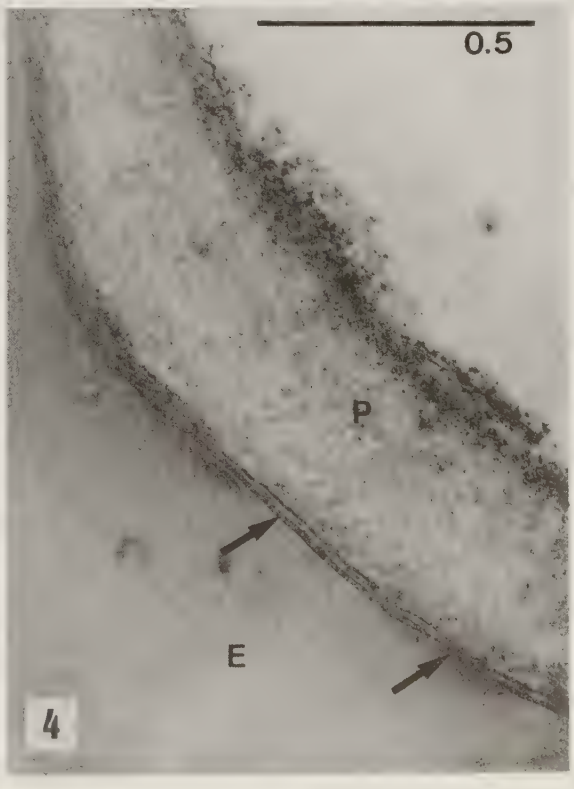

0.5
P
E
4

PLANCHE 41

Lygodium japonicum

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Fig. 1 et 3, 4 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.
Fig. 2 : sans contrastant.

Fig. 1 : Zone aperturale. L'exospore est blechnoïde. Les travées de la couche moyenne de la périspore ont été sectionnées transversalement sur les flancs du bourrelet (flèches). Les dénivellations superficielles proviennent des variations de l'épaisseur de la couche externe de la périspore. Sous le bourrelet la couche de granules (flèche courbe) isolant le cytoplasme de l'exospore est, dans cette spore et dans cette région, relativement épaisse (500 Å). x 10.000.

Fig. 2 : Face distale de spore. L'exospore externe est traversée par un canal. La structure de la couche moyenne de la périspore n'est pas visible en raison de l'incidence de la section. La couche externe de cette paroi est très claire (du fait de la non coloration) ; il n'y a pas eu de dépôt de lamelles sur cette partie de la périspore. Le cytoplasme sporal est isolé de l'exospore interne par une ligne de granules (flèche) extrêmement fine. x 25.000.

Fig. 3 : Détail de la périspore montrant les travées granuleuses de la couche moyenne de cette paroi (Tr). x 35.000.

Fig. 4 : Périspore au-dessus du bourrelet apertural. Dans cette région, la surface de l'exospore présente de légères irrégularités. Quelques "écailles" sont plaquées sur cette paroi (flèches). L'incidence de la section ne permet pas de déceler l'organisation de la couche moyenne de la périspore. La structure lamellaire des éléments reposant sur la périspore est nette sur ce cliché (pointe de flèche). x 50.000.

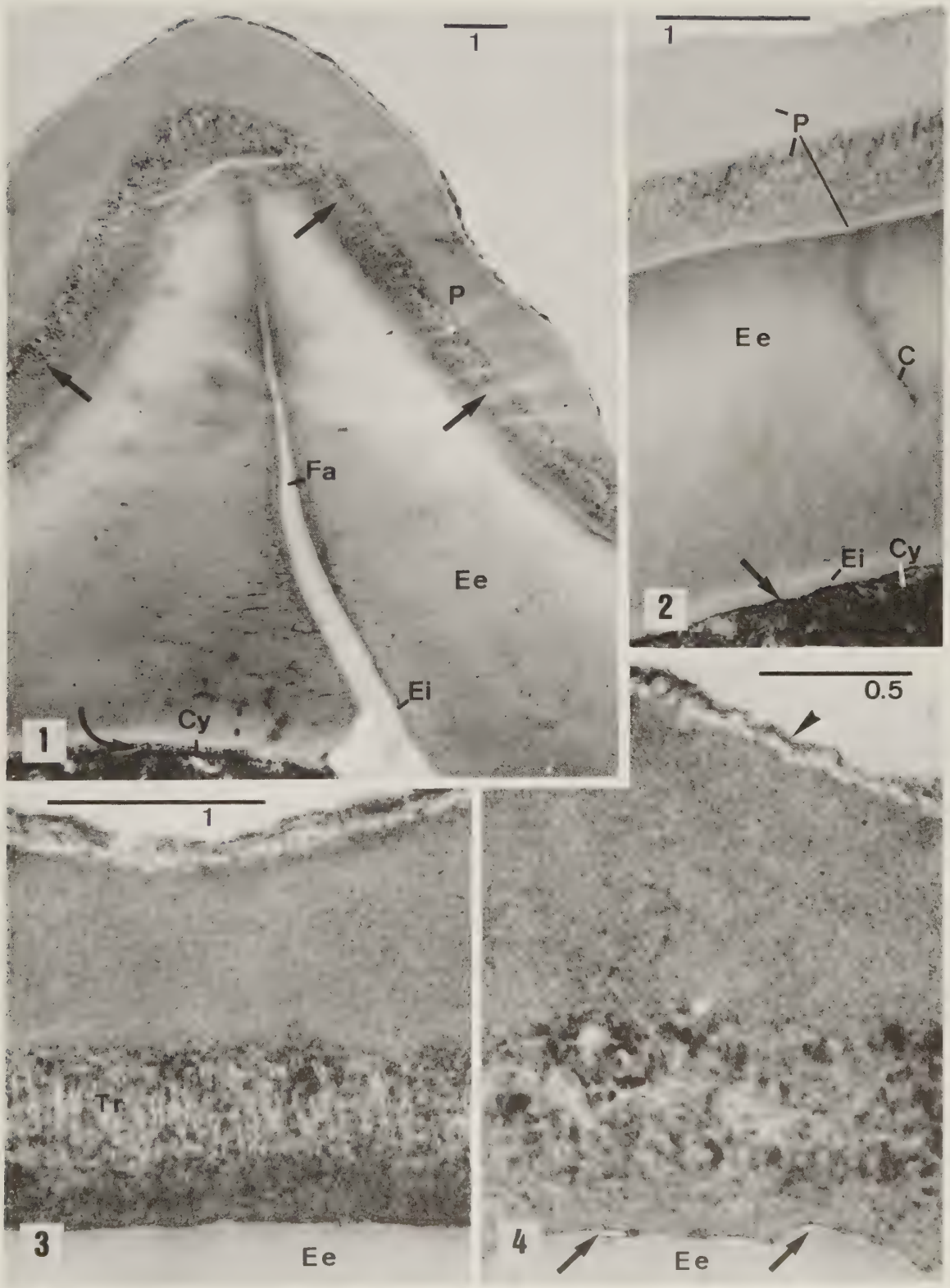

1
P
Fa
Ee
Ei
Cy
1
1
P
Ee
C
Ei
Cy
2
0.5
1
Tr
Ee
3
4
Ee

PLANCHE 42

Gleichenia bankrostii

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : Partie proximale d'une spore montrant la conformation des trois couches de l'exospore. En particulier : l'épaisseur relativement grande de l'exospore interne (déchirée à la base du pli) dans toute cette région, hormis au sommet du pli proximal ; la disposition de l'exospore moyenne et sa terminaison au niveau de l'équateur ; l'épaississement équatorial de l'exospore. La périspore s'est fragmentée et quelques-uns de ses morceaux ont disparu. x 15.000.

Fig. 2 : Détail du bourrelet apertural. A mi-hauteur du pli proximal, des alignements de granules marquent l'emplacement de très petits alvéoles (flèches). Les feuillets de l'exospore moyenne sont jalonnés par des granules sombres ; les alvéoles de cette couche, remplis d'une substance sombre, sont généralement placés à proximité de la face profonde des feuillets. Une pellicule très fine est restée plaquée contre l'exospore dans les régions où la périspore a été arraché (pointe de flèche) x 40.000.

Fig. 3 : Détail de la région équatoriale. L'un des feuillets de l'exospore moyenne est partiellement intégré à l'exospore interne (flèche). Au niveau de l'équateur, les feuillets superficiels de l'exospore moyenne se redressent plus ou moins vers l'extérieur et s'interrompent. Des canaux traversant l'exospore externe ont été sectionnés obliquement. x 40.000.

Fig. 4 : Détail de la partie profonde de l'exospore sur la face distale d'une spore. L'exospore interne, simple, est beaucoup plus fine que dans la partie proximale des spores. L'exospore externe est parfaitement massive et homogène : il n'y a pas de strate fissurée. x 75.000.

Fig. 5 : Détail de la périspore. Cette paroi montre un ensemble de très petits points clairs (flèche) grossièrement alignés à quelque distance de sa surface interne. x 75.000.

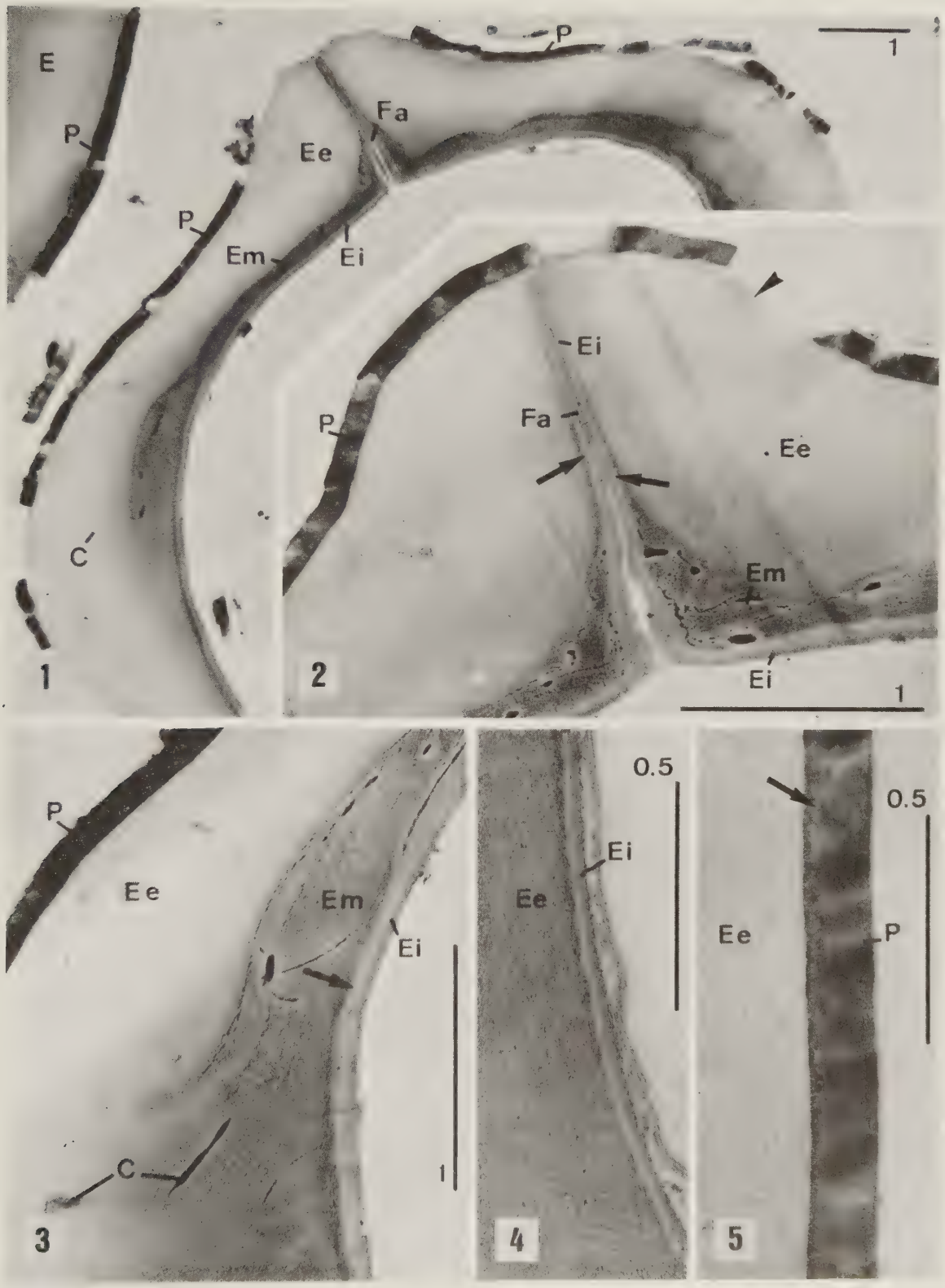

E
P
P
Em
Ei
Fa
Ee
P
1
C
1
P
Ei
Fa
Ee
Em
Ei
2
1
P
Ee
Em
Ei
C
1
3
0.5
Ei
Ee
4
0.5
Ee
P
5

PLANCHE 43

Gleichenia bankrostii
Gleichenia oceanica

Fixateurs : Formaldéhyde / OsO4.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : G. bankrostii. Détail de la partie profonde d'une aperture. Dans cette spore, les feuillets de l'exospore moyenne présentent un contraste identique à celui de l'exospore interne. Un alvéole, vestige d'une cavité beaucoup plus grande, est plaqué contre la face interne du feuillet superficiel (flèche). x 50.000.

Fig. 2 : G. oceanica. Bourrelet apertural et partie de face proximale. Les feuillets de l'exospore moyenne et l'exospore interne présentent le même contraste. L'exospore moyenne s'élargit sur le côté droit de la figure : dans ces spores monolètes allongées, la distance séparant l'aperture de l'équateur est relativement courte. x 35.000.

Fig. 3 : G. oceanica. Portion de la périspore en partie détachée de l'exospore. La périspore paraît massive et homogène sur toute son épaisseur, sauf, peut-être, en bordure de la limite profonde. x 75.000.

Fig. 4 : G. oceanica. Détail de la partie profonde de l'exospore, dans la région distale d'une spore. (La paroi est repliée sur elle-même, enserrant une très faible épaisseur de cytoplasme). L'exospore interne est fine et simple ; l'exospore externe ne présente pas de strate fissurée. Le cytoplasme sporal et l'exospore sont l'un contre l'autre. x 75.000.

Fig. 5 : G. oceanica. Bourrelet apertural. L'exospore interne est très fine au sommet du pli proximal. Les feuillets de l'exospore moyenne sont peu visibles. La périspore a été arrachée, mais une fine pellicule est restée appliquée contre l'exospore (flèche). x 50.000.

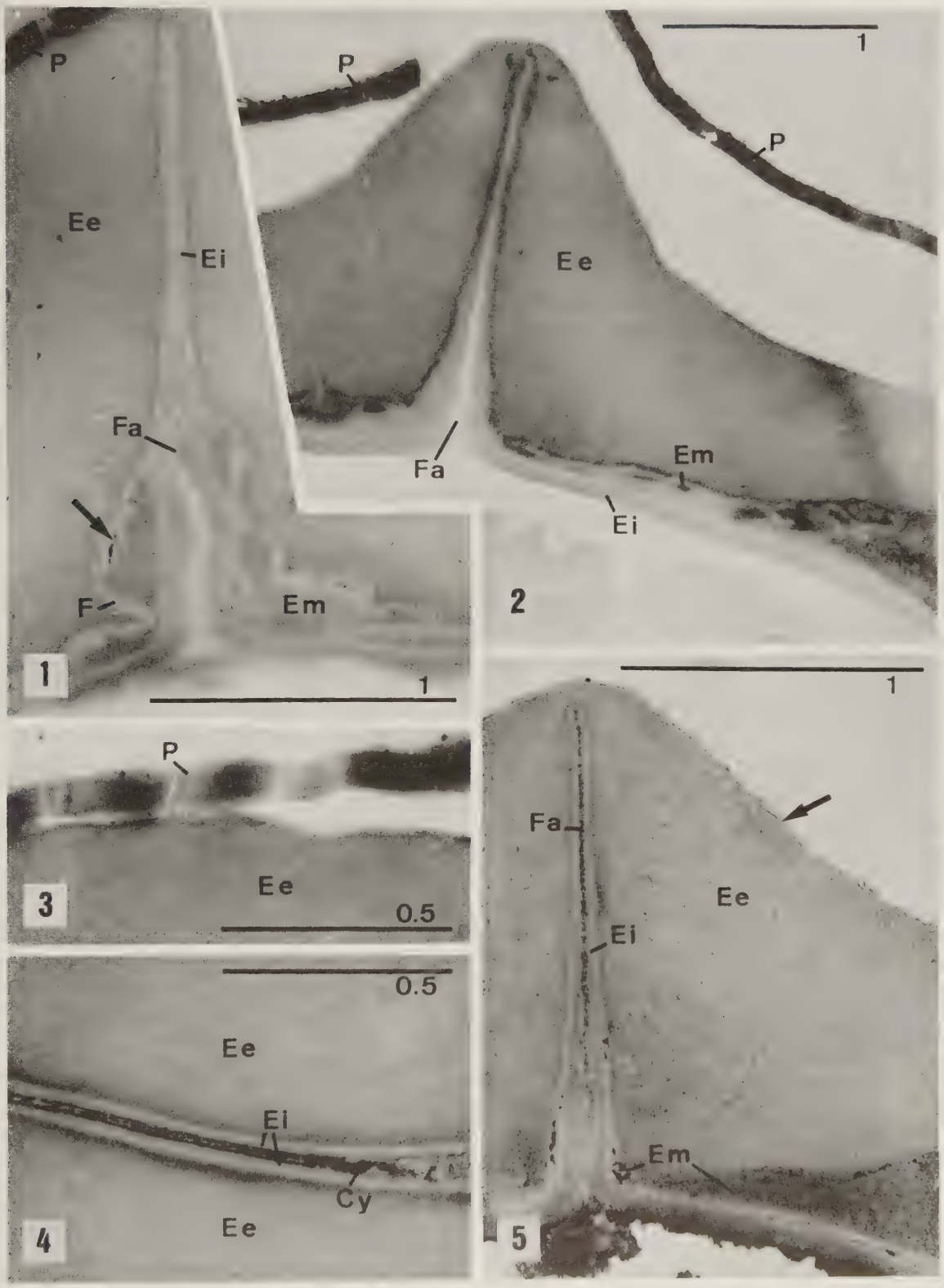

P
Ee
Ei
Fa
F
Em
1
1
P
Fa
Ee
Em
Ei
2
1
P
Ee
3
0.5
0.5
Ee
Ei
Cy
Ee
4
1
Fa
Ee
Ei
Em
5

PLANCHE 44

Dicksonia sellowiana
Dicksonia antarctica
Cibotium glaucum

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

Fig. 1 : D. sellowiana. Zone aperturale sectionnée à proximité du pôle proximal. La structure blechnoïde de l'exospore est nette. La périspore a été presque entièrement arrachée. Une très fine couche de granules sépare le cytoplasme sporal de l'exospore. x 20.000.

Fig. 2 : D. sellowiana. Périspore. Cette paroi a un aspect grumeleux ; sa surface est moutonnée. Elle renferme dans sa partie profonde ou moyenne une zone poreuse plus ou moins large (flèche). x 75.000.

Fig. 3 : D. antarctica. Face distale de spore ; surface de l'exospore et périspore. L'exospore est creusée par endroits de petites dépressions plus ou moins hémisphériques (flèches) comblées par la périspore. Cette dernière paroi est trés fine, granuleuse ; sa surface est lisse. x 75.000.

Fig. 4 : C. glaucum. Bras apertural sectionné à une certaine distance du pôle proximal. Il n'y a pas d'arête sus-aperturale à ce niveau. Le bourrelet apertural lui-même ne forme pas de saillie en raison de la très grande épaisseur de l'exospore sur la face proximale. Les canaux proches de l'aperture sont très larges. x 15.000.

Fig. 5 : C. glaucum. La périspore a un aspect grumeleux et une surface irrégulièrement moutonnée. Les grumeaux sont de plus en plus grossiers de l'intérieur vers l'extérieur. La région moyenne de cette paroi renferme une substance sombre, fixée sur les grumeaux ou emprisonnée entre eux. x 75.000.

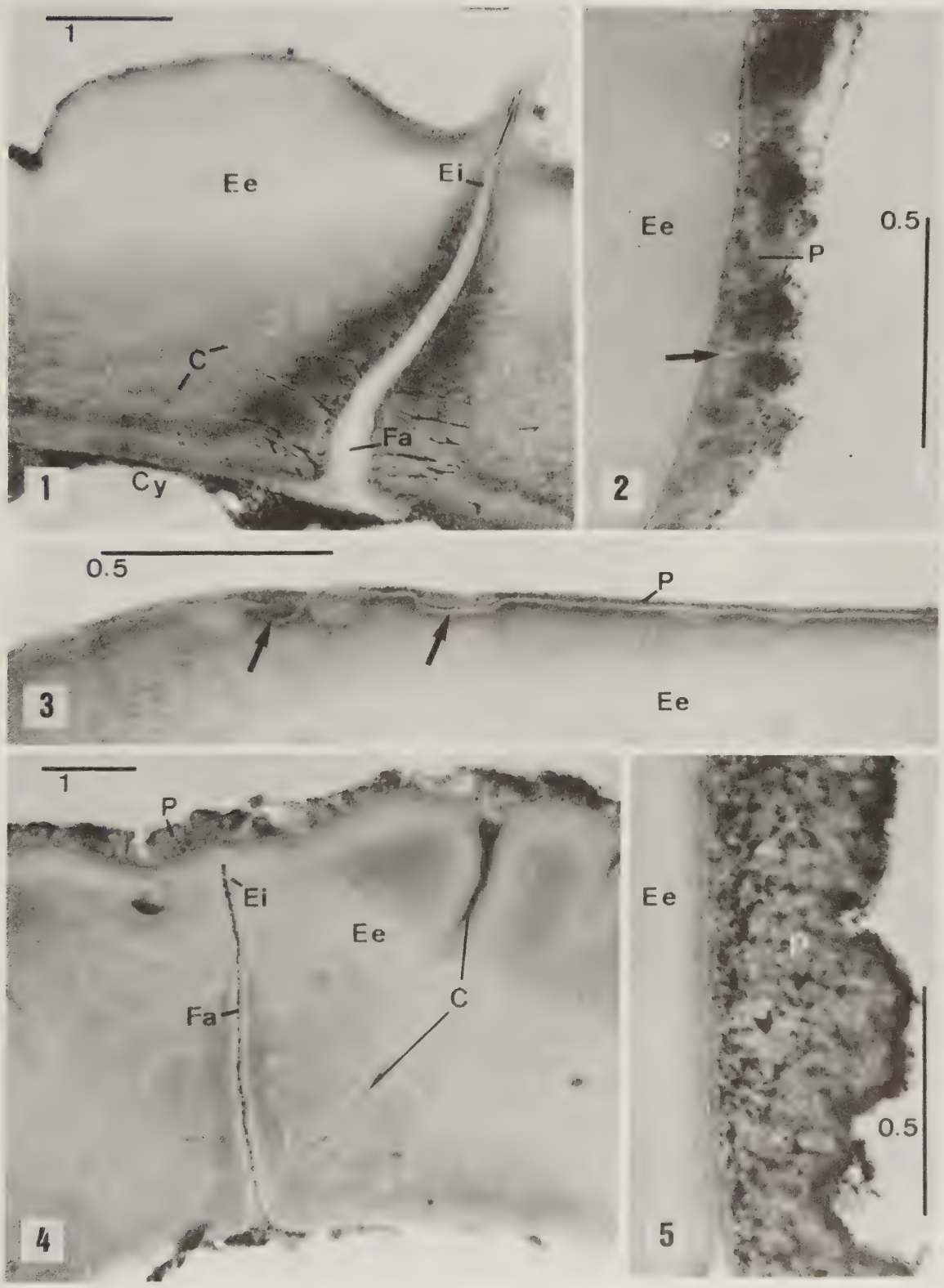

1
Ee
Ei
C
Fa
Cy
1
2
Ee
P
0.5
2
0.5
P
Ee
3
1
P
Ei
Ee
C
Fa
4
Ee
0.5
5

PLANCHE 45

Cyathea medullaris
Cyathea cooperi

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

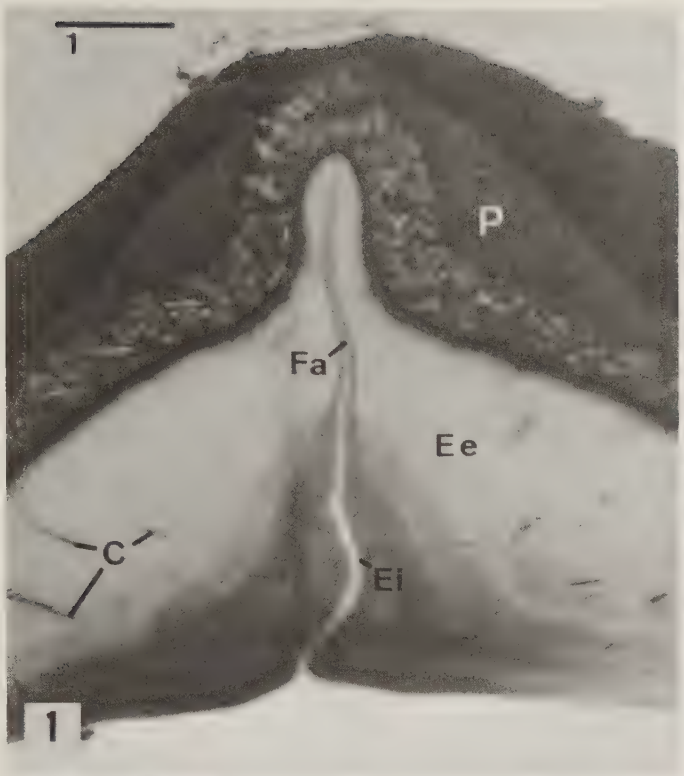
Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

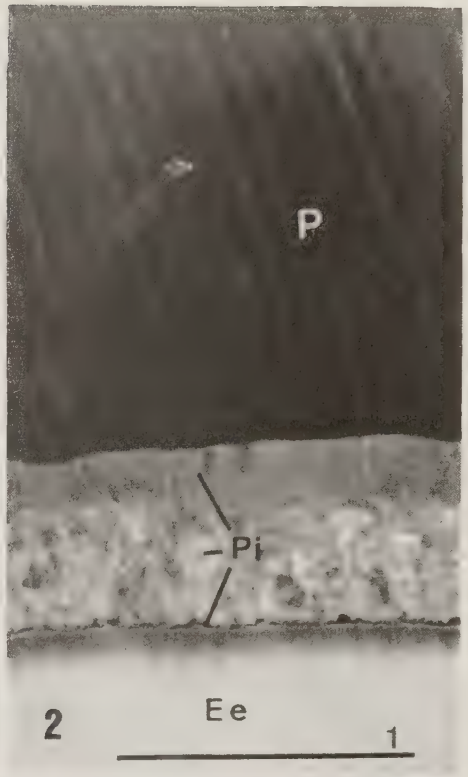
Fig. 1 : *C. medullaris*. Région aperturale. L'exospore interne est peu visible. L'exospore externe forme un bourrelet très large, aplati, surmonté par une arête sus-aperturale proéminente. La périspore adhère fortement à l'exospore. Tout le contenu sporal a été arraché au moment de la confection des sections. x 15.000.

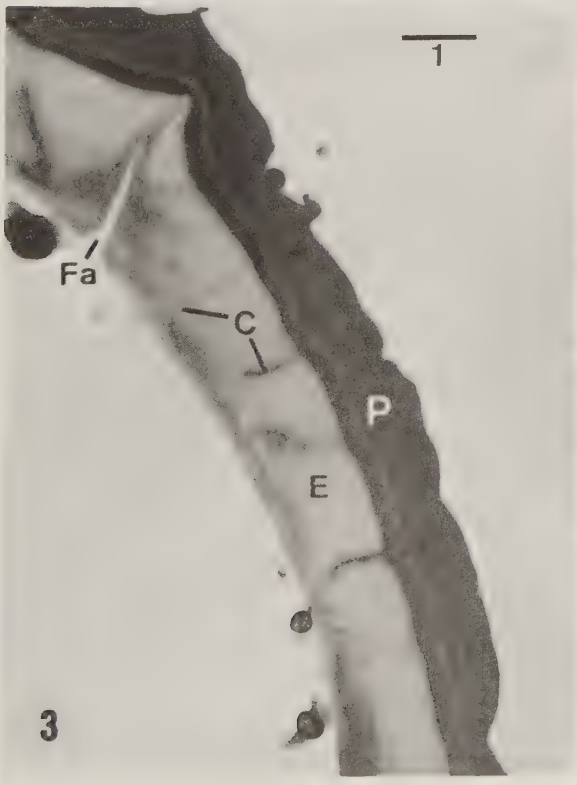
Fig. 2 : *C. medullaris*. Périspore interne (Pi) formée de trois strates distinctes et partie profonde de la périspore externe (P). La zonation de la périspore externe et de la strate superficielle de la périspore interne est due à un artefact de coupe. x 40.000.

Fig. 3 : *C. cooperi*. Zone aperturale (sectionnée assez loin du pôle proximal) et partie de la face proximale. Hors de l'aperture, l'exospore présente de très légères variations d'épaisseur. L'exospore externe est traversée par de nombreux canaux (très rares par contre sur la face distale). Le relief superficiel des spores est dû aux variations d'épaisseur de la périspore. x 10.000.

Fig. 4 : *C. cooperi*. Périspore. La strate profonde, chargée de granules, de la périspore interne (Pi) est plus développée que dans l'espèce précédente, mais son épaisseur est très variable d'un point à un autre ; la strate grumeleuse dépourvue de granules qui la recouvre et épouse les contours de sa surface présente par contre une épaisseur à peu près constante. La périspore externe (P) montre une zonation artificielle analogue à celle de la périspore de *C. medullaris*. x 50.000.


1
P
Fa
Ee
C
Ei
1


P
Pi
2
Ee
1


1
Fa
C
P
E
3

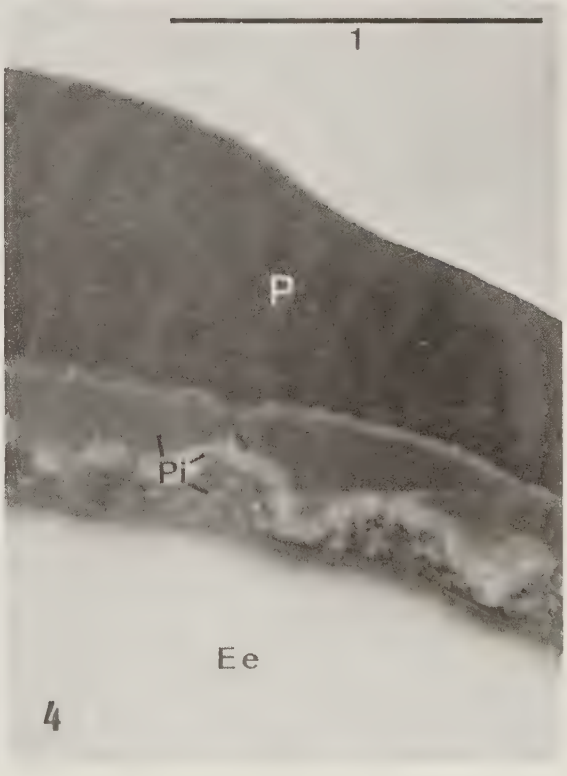

1
P
Pi
Ee
4

PLANCHE 46

Dennstaedtia bipinnata
Davallia divaricata

Fixateurs : Formaldéhyde / Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

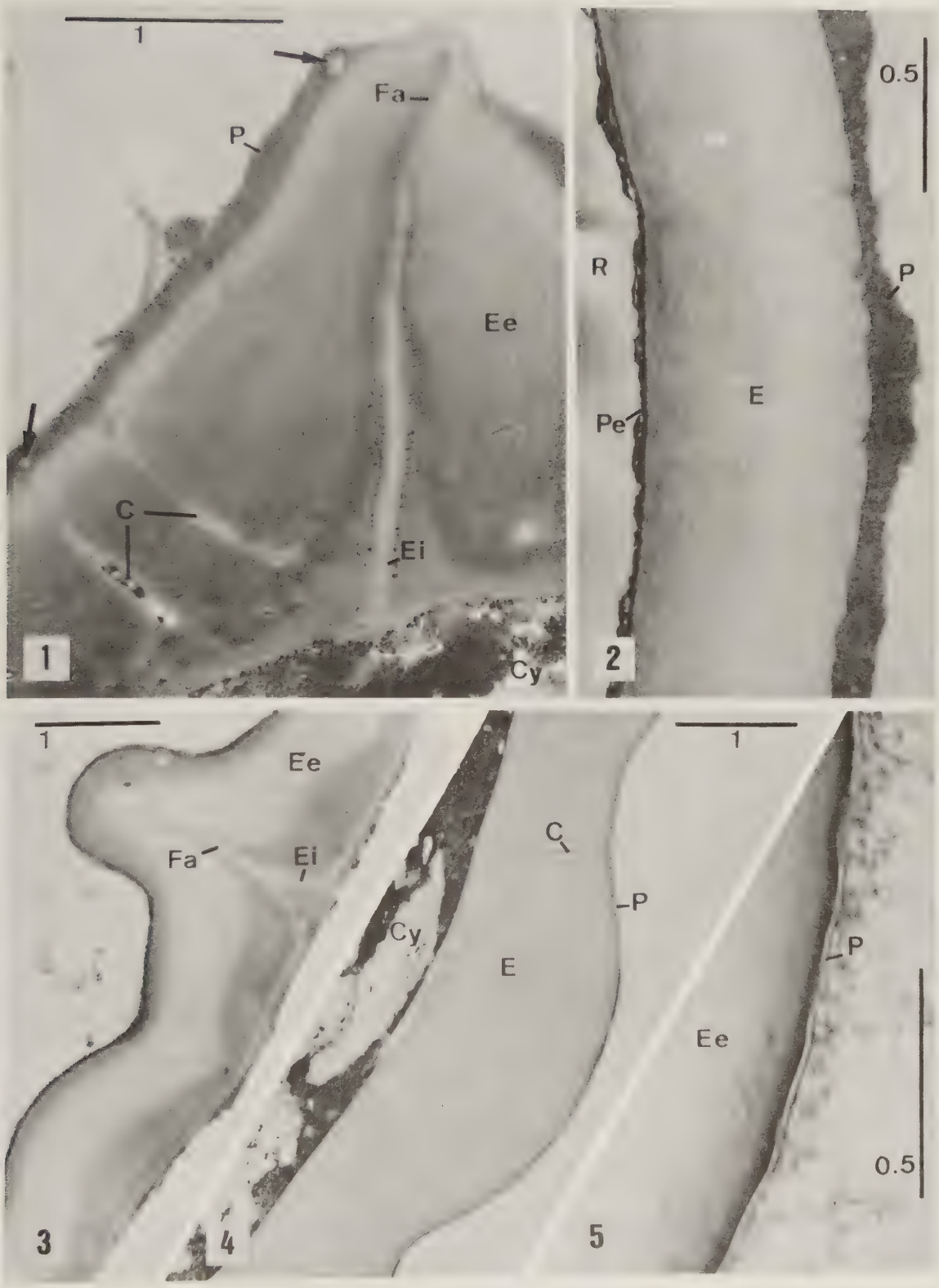
Fig. 1 : Den. bipinnata : Bourrelet apertural. Les canaux reliant la strate fissurée à la surface de l'exospore dans la zone aperturale sont très larges. La périspore granuleuse, homogène sur toute son épaisseur, renferme quelques globules (flèches) ; elle est très fine au-dessus du sommet du bourrelet. x 35.000.

Fig. 2 : Den. bipinnata : Exospore et périspore hors de la zone aperturale. La surface de l'exospore est parcourue de petites rides plus ou moins marquées. La périspore est relativement fine dans cette zone. x 50.000.

Fig. 3 : Dav. divaricata. Région aperturale. L'exospore forme des protubérances peu accentuées. Le bourrelet apertural présente généralement des flancs très abrupts et un sommet arrondi. x 20.000.

Fig. 4 : Dav. divaricata. Face distale. Un canal aboutissant entre deux protubérances du relief exosporal traverse l'exospore externe. x 20.000.

Fig. 5 : Dav. divaricata. Périspore plaquée contre l'exospore. La fine couche continue de la périspore est recouverte par des matériaux fibrillo-granulaires relativement peu denses dans le cas de cette spore. x75.000.


1
Fa
P
Ee
C
Ei
Cy
1
0.5
R
P
E
Pe
2
1
Ee
Fa
Ei
C
P
Cy
E
3
4
1
P
Ee
0.5
5

Pteris longifolia

Adiantum capillus-veneris

Fixateurs : Fig. 1 à 5 : Formaldéhyde / Os04.
Fig. 6 à 8 : Formol non tamponné.

Contrastants : Fig. 1 à 6 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.
Fig. 7 : NO3Ag.
Fig. 8 : sans contrastant.

Les fig. 6 à 8 proviennent de matériel inclus dans le méthacrylate.

Fig. 1 : P. longifolia. Zone aperturale. L'exospore est blechnoïde. L'exospore externe constitue l'ornementation ; son épaisseur est très variable suivant les points. La périspore présente un épaississement important sous la base des protubérances du bourrelet, dans la zone où aboutissent les canaux (relativement étroits sur cette coupe) traversant l'exospore externe. x 10.000.

Fig. 2 : P. longifolia. Périspore au niveau de l'arête sus-aperturale. La couche principale de la périspore renferme un globule de nature différente (flèche) sectionné tangentiellement. Des éléments plurilamellaires (pointe de flèche) adhérent à la surface externe de la périspore. x 50.000.

Fig. 3 : P. longifolia. Base de pli proximal mis en place depuis peu. Une fine couche superficielle est localement isolée du reste de l'exospore interne par une ligne claire très étroite (flèche). L'amas sous-apertural renferme des nodules (No) volumineux. x 75.000.

Fig. 4 : P. longifolia. Zone aperturale de tétraspore fixée au moment où la strate fissurée (peu nette sur cette coupe) est recouverte par un dépôt continu. La partie supérieure du pli est nue. x 25.000.

Fig. 5 : P. longifolia. Début de la formation de la périspore. Des granules sombres (flèches) qui vont constituer la strate profonde de la périspore s'amassent sur la surface de l'exospore. x 35.000.

Fig. 6 : A. capillus-veneris. Sommet du bourrelet apertural d'une spore mûre. La périspore, moulée sur l'exospore, comprend deux couches dont l'externe, plus fine, paraît ici faiblement contrastée. La couche interne renferme des globules de taille variable (flèches). x 25.000.

Fig. 7 : A. capillus-veneris. Tétraspore fixée à la fin de la formation de la strate fissurée (Sf), rendue très sombre par le dépôt d'argent. x 7.500.

Fig. 8 : A. capillus-veneris. Tétraspore fixée avant la fin de la formation de l'exospore, alors que le sommet du pli proximal est encore nu. x 7.500.

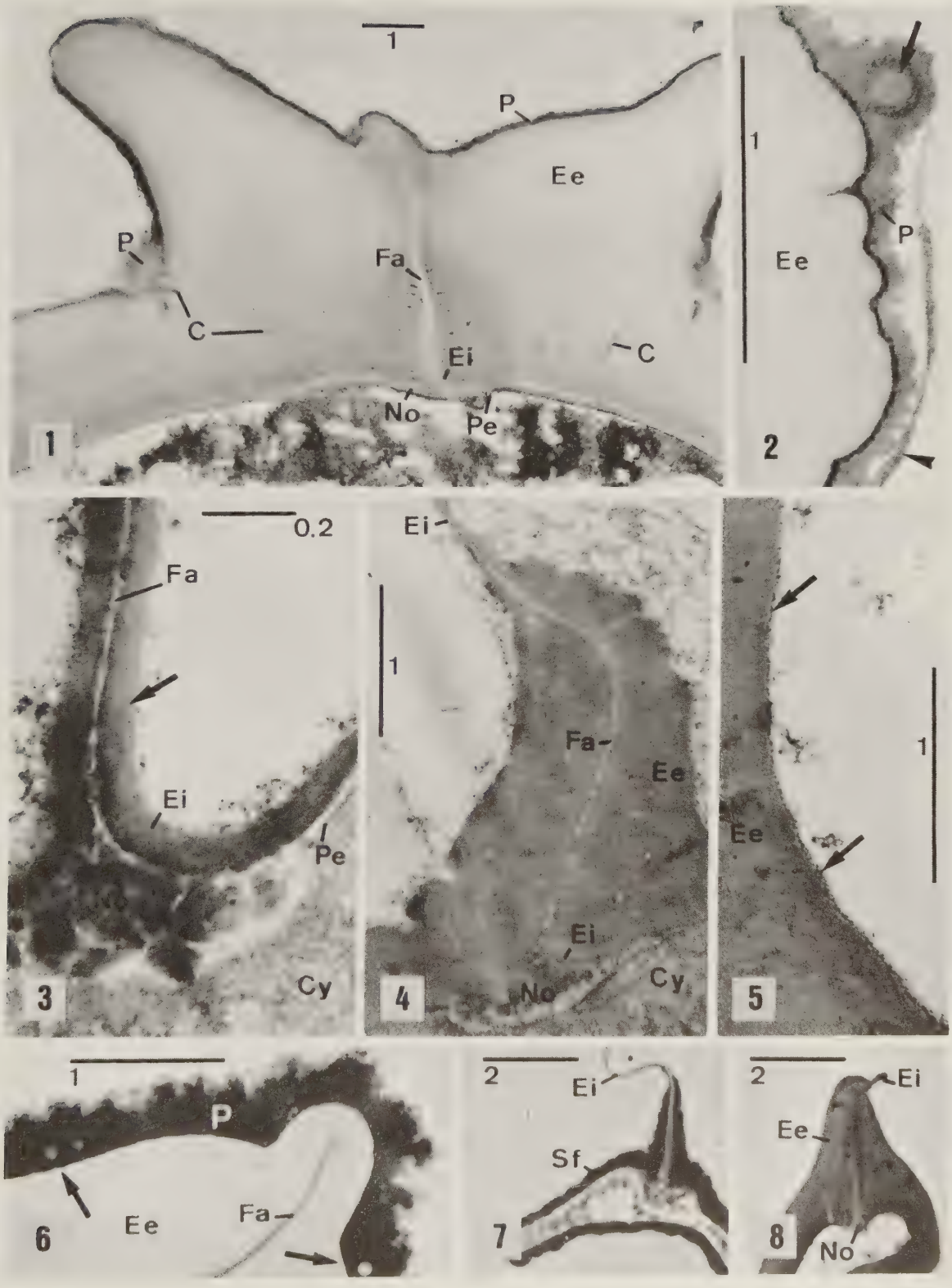

1
P
Ee
P
Fa
C
C
Ei
No
Pe
1
2
1
P
Ee
2
0.2
Fa
Ei
Pe
Cy
3
Ei
1
Fa
Ee
Ei
No
Cy
4
1
Ee
1
5
1
P
Ee
Fa
6
2
Ei
Sf
7
2
Ei
Ee
No
8

PLANCHE 48

Pteridium aquilinum
Cheilanthes odora

Fixateurs : Fig. 1 et 3 à 5 : Formaldéhyde / OsO_4.
Fig. 2 : spore acétolysée, post-traitée par MnO_4K.

Contrastants : Fig. 1, 3, 5 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.
Fig. 2, 4 : sans contrastant.

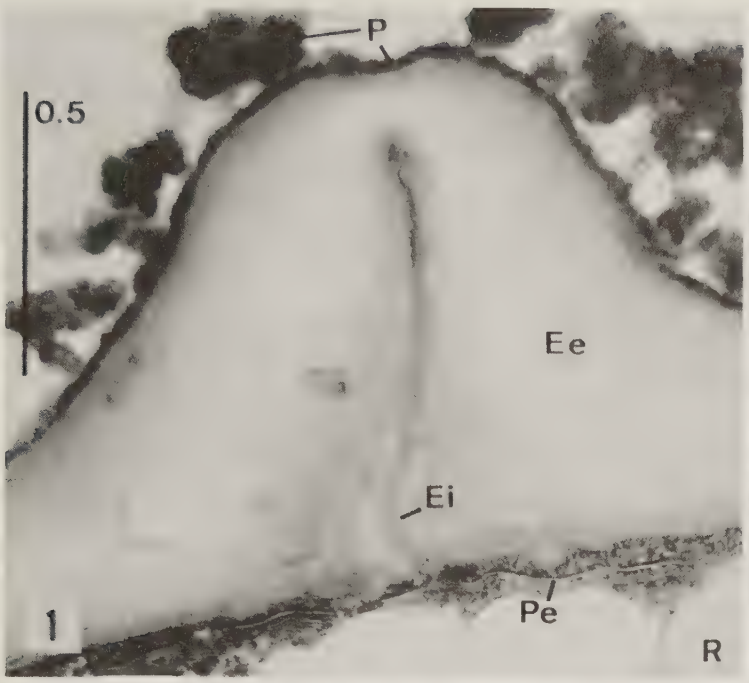
Fig. 1 : P. aquilinum. Zone aperturale. L'exospore blechnoïde est très peu épaisse. La périspore comprend une fine couche continue et des expansions noduleuses dressées. Le plasmalemme sporal est localement séparé de l'exospore interne par un amas de granules épais de quelques centaines d'Angstroems. x 75.000.

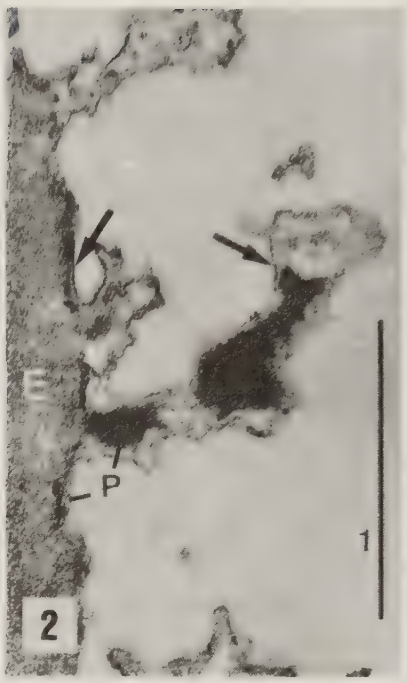
Fig. 2 : P. aquilinum. La couche continue de la périspore, plaquée contre l'exospore, et les expansions dressées paraissent, après acétolyse et traitement par MnO_4K, bordées extérieurement par une pellicule très fine (flèches). x 40.000.

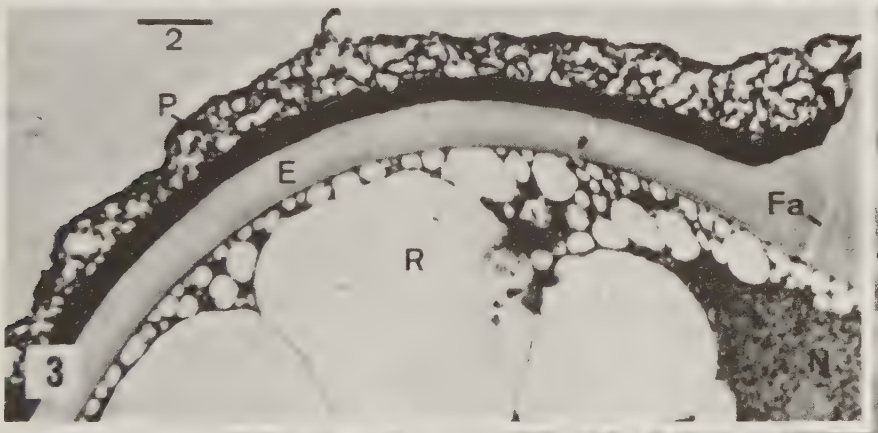
Fig. 3 : C. odora. Moitié de bourrelet apertural et face proximale. L'exospore est lisse. Elle est recouverte par une périspore divisée en deux couches très différentes. La cavité sporale renferme un grand nombre de vésicules, petites à la périphérie, beaucoup plus grande dans la région centrale ; le noyau et une partie des organites cellulaires sont rassemblés à proximité de l'aperture. x 5.000.

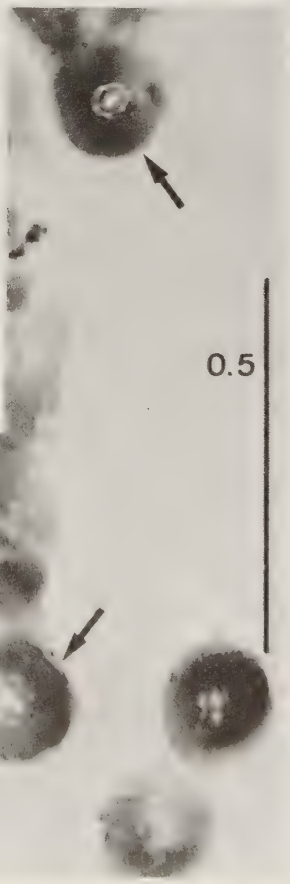
Fig. 4 : C. odora. Exospore et périspore. La couche interne de la périspore est compacte ; la couche externe est formée d'éléments isolés et de feuillets -paraissant ici constitués de gros grains agglutinés- qui délimitent un réseau de petites cavités. x 40.000.

Fig. 5 : C. odora. Détail de la couche externe d'une périspore "mûre" ; coupes transversales d'éléments isolés (flèches). Ces éléments, bien qu'un peu plus larges (1500 Å) que les tubes de la périspore externe de *B. spicant*, montrent une structure absolument identique. x 100.000.


P
0.5
Ee
Ei
Pe
R
1


E
P
1
2


2
P
E
Fa
R
N
3


0.5
5

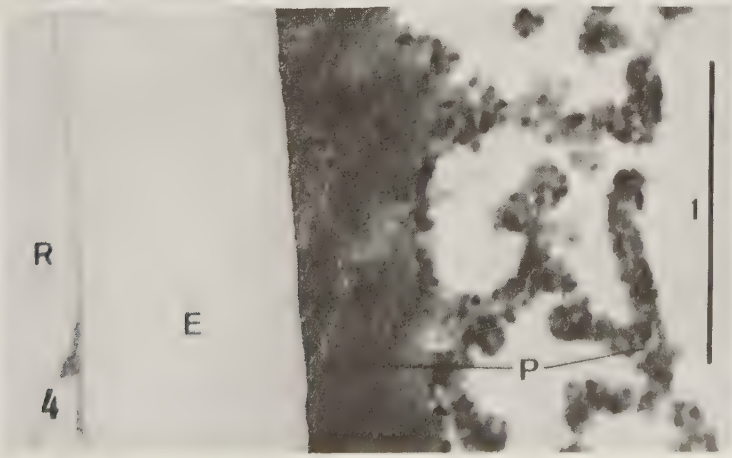

R
E
P
1
4

PLANCHE 49

Athyrium filix-femina
Athyrium alpestre
Cystopteris fragilis

Fixateurs : Fig. 1, 2 : Formaldéhyde / OsO4.
Fig. 3 à 5 : déshydratation sans fixation préalable.

Contrastants : Fig. 1 à 3, 5 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.
Fig. 4 : sans contrastant.

Les fig. 3 à 5 proviennent de matériel inclus dans le méthacrylate.

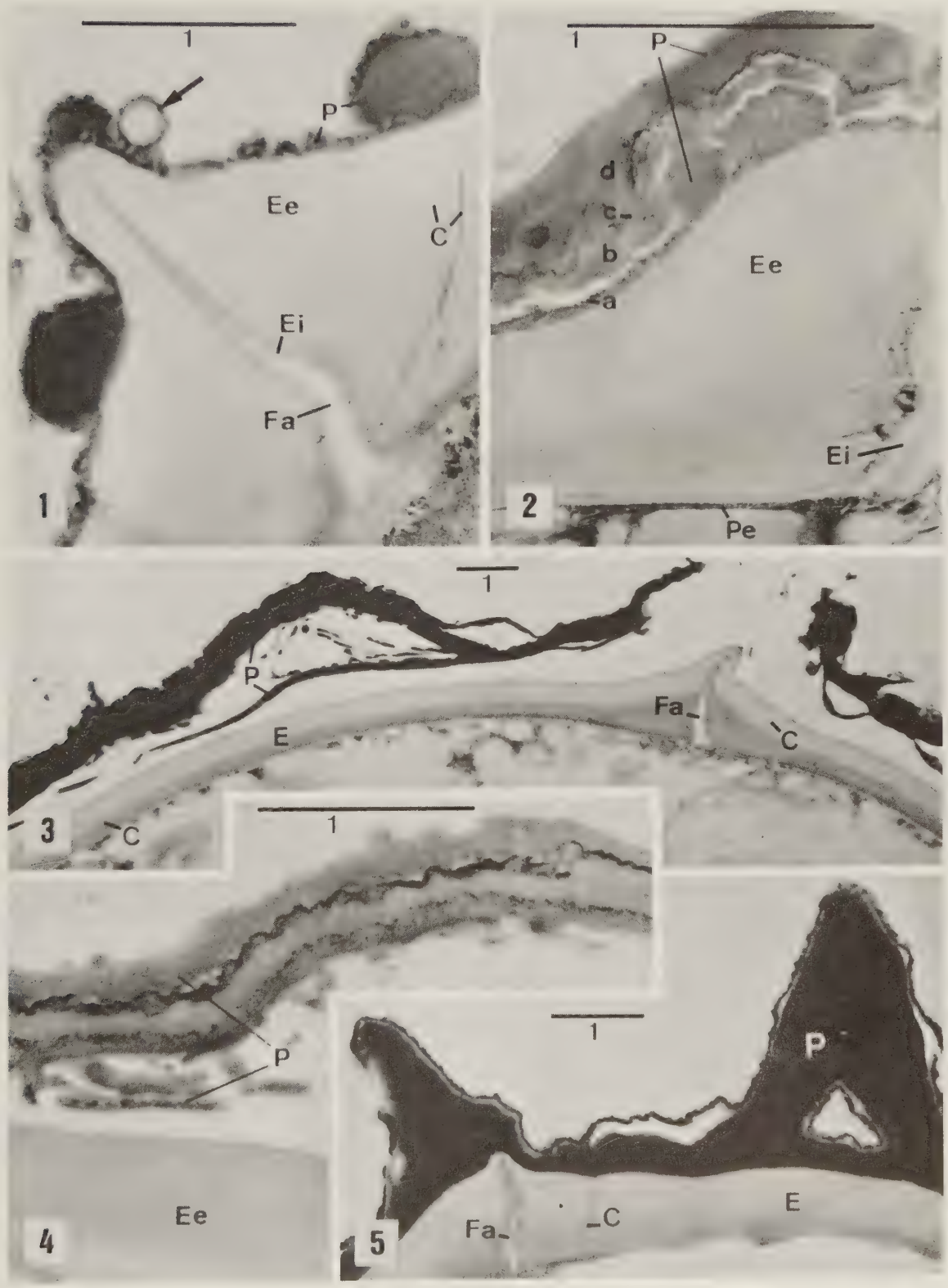
Fig. 1 : A. *filix-femina*. Bourrelet apertural. L'exospore est blechnoïde. Elle est recouverte par une périspore comprenant seulement une mince couche continue et des verrues hémisphériques. Quelques globules clairs (flèche) s'intègrent à la périspore. x 35.000.

Fig. 2 : A. *filix-femina*. Moitié de bourrelet apertural ouvert accidentellement, sectionné à proximité de l'une de ses extrémités. La périspore est ici beaucoup plus complexe que dans le cas de la figure 1. Au-dessus de la couche continue et des verrues, on trouve de l'intérieur vers l'extérieur : une ligne de granules sombres (a) ; une couche d'épaisseur à peu près régulière (b) moulée sur le matériel sous-jacent ; une nouvelle ligne de granules sombres (c); une couche superficielle d'épaisseur variable (d) dont la surface externe est peu accidentée. La paroi tend à se disloquer au niveau des lignes de granules. x 50.000.

Fig. 3 : A. *alpestre*. Vue d'ensemble de la région proximale d'une spore. L'arête sus-aperturale est très développée. La périspore, qui s'est rompue au-dessus du bourrelet, est plus ou moins abimée et détachée de l'exospore. x 10.000.

Fig. 4 : A. *alpestre*. Détail de la périspore montrant l'agencement de la couche qui constitue les crêtes de cette paroi. x 35.000.

Fig. 5 : C. *fragilis*. Exospore et périspore dans la région aperturale. La périspore paraît très sombre sur les coupes. Cette section montre la crête massive surmontant le bourrelet apertural, ainsi que l'une des épines creuses. Cet ensemble est recouvert par une couche fine, peu adhérente, qui tapisse également la cavité de l'épine. x 15.000.


1
P
Ee
C
Ei
Fa
1
1
P
d
c
b
a
Ee
Ei
2
Pe
1
P
Fa
E
C
3
C
1
P
P
Ee
4
1
P
E
Fa
C
5

Scolopendrium vulgare
Asplenium trichomanes

Fixateurs : Fig. 1 : Glutaraldéhyde / OsO4.
Fig. 2 : Formaldéhyde / OsO4.
Fig. 3 à 5 : MnO4K.

Contrastants : Fig. 1,2,4,5 : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.
Fig. 3 : sans contrastant.

Fig. 1 : S. vulgare. Zone aperturale de spore sub-mûre, sectionnée assez loin du pôle proximal. Les canaux reliant la strate fissurée à l'extérieur de l'exospore sont particulièrement nets. L'exospore est recouvert par une couche continue de lamelles très fines, (flèches), recouvertes elles-mêmes par la couche principale (P) de la périspore dont la mise en place se termine. x 50.000.

Fig. 2 : S. vulgare. Périspore mûre sur l'exospore. L'une des crêtes de cette paroi a été sectionnée transversalement. Elle est percée d'orifices mettant sa cavité en relation avec le milieu externe. Toutes les surfaces libres de la paroi sont recouvertes par de fines lamelles chargées de granules (flèches). x 18.000.

Fig. 3 : A. trichomanes. Exospore et périspore, hors de la zone aperturale. Les crêtes de la périspore sont reliées à la partie profonde de cette paroi par des piliers et des cloisons internes. x 7.500.

Fig. 4 : A. trichomanes. Périspore ; soubassement de crête. Cette partie de la périspore, qui, dans des conditions normales, est plaquée contre l'exospore, renferme quelques "écailles" (flèche) disposées sans ordre apparent. x 25.000.

Fig. 5 : A. trichomanes. Détail du flanc d'une crête (P) de la périspore. Le revêtement qui tapisse les diverses surfaces libres de la périspore est constitué d'un ensemble de lamelles très fines (flèches) bordé superficiellement par un liseré granuleux. x 100.000.

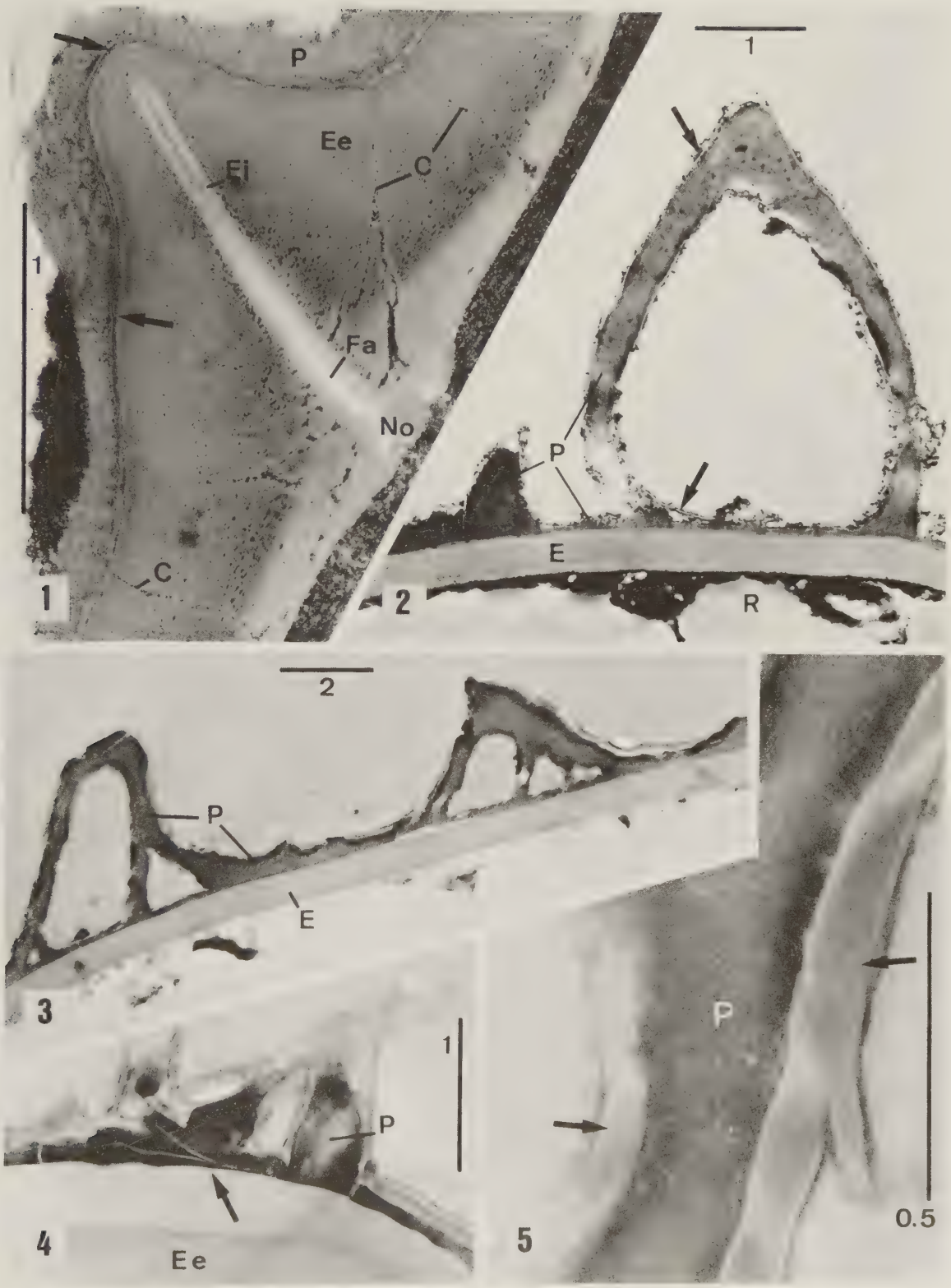

P
Ee
Fi
C
Fa
No
C
1
1
1
P
E
R
2
2
P
E
3
1
P
Ee
4
P
0.5
5

PLANCHE 51

Polypodium serratum
Pilularia globulifera

Fixateurs : Fig. 1,3,4,5 : Formaldéhyde / Os04.
Fig. 2 : Os04.

Contrastants : Acétate d'uranyle / citrate de Plomb.

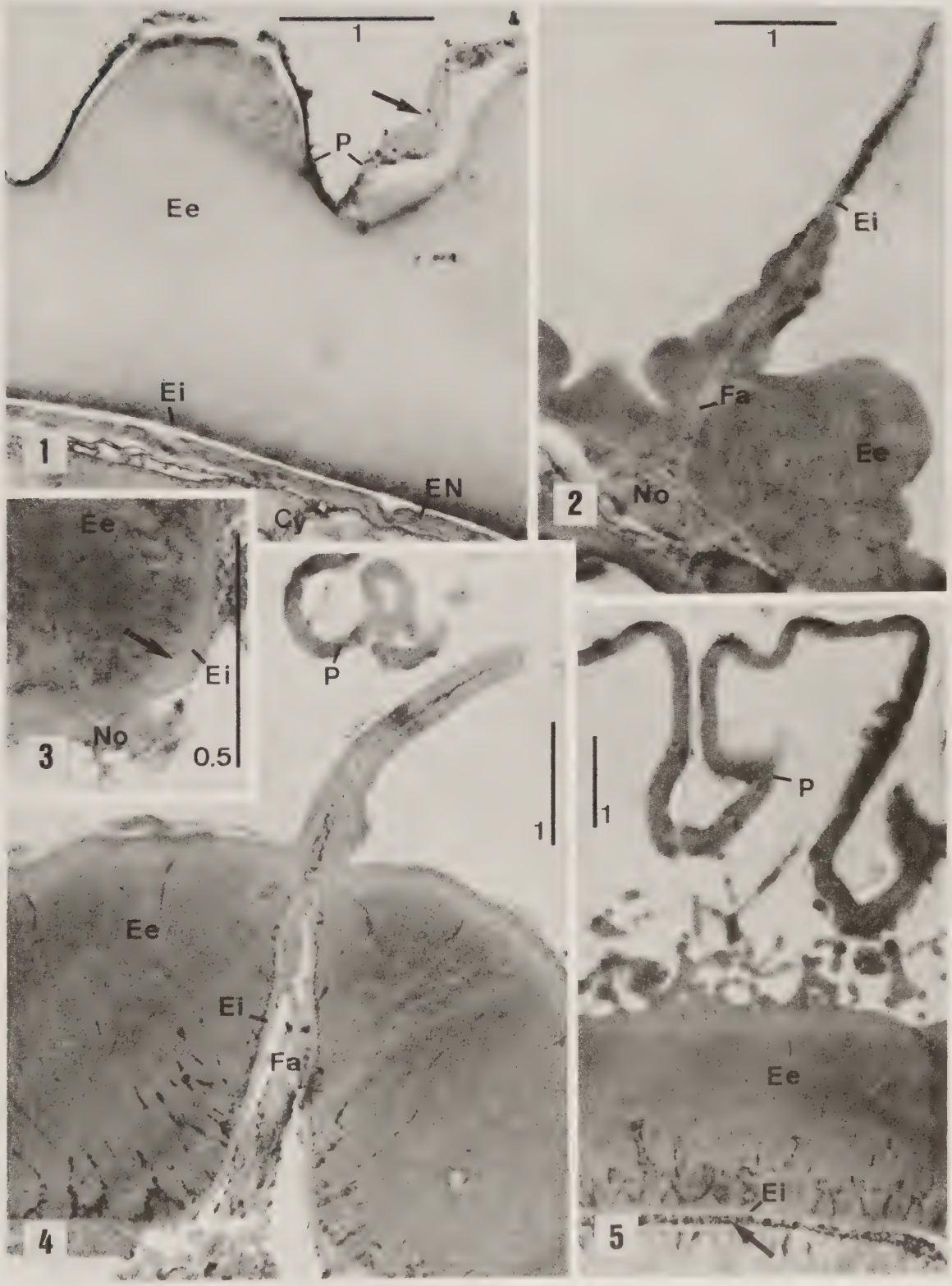
Fig. 1 : Pol. serratum. Parois de spore germée (face distale). La structure de l'exospore est peu distincte sur cette coupe. La périspore est vue en coupe transversale et en coupe tangentielle (flèche). L'endospore s'est organisée au cours de la germination sporale. x 25.000.

Fig. 2 : Pol. serratum. Exospore en formation. Après l'édification de la strate fissurée sur toute l'exospore interne à l'exception du sommet du pli proximal, cette strate est recouverte par un dépôt de substance qui se répartit de façon très irrégulière. x 20.000.

Fig. 3 : Pil. globulifera. Détail d'un des côtés de la base du pli proximal. A ce niveau, la région superficielle de l'exospore interne paraît clivée en plusieurs pellicules très fines (flèche). x 75.000.

Fig. 4 : Pil. globulifera. Zone aperturale. L'exospore interne est très nette au niveau du pli proximal qui se prolonge dans une très haute arête sus-aperturale. Les cavités de la strate fissurée ont des dimensions relativement importantes. La fente aperturale, légèrement ouverte, est occupée par un matériel peu contrasté qui se prolonge contre l'exospore au-delà de l'aperture (ce matériel s'est plus ou moins disloqué au cours de l'inclusion). x 20.000.

Fig. 5 : Pil. globulifera. Face distale. La structure blechnoïde de l'exospore est très nette. Des éléments plus ou moins cylindriques se détachent de la surface de l'exospore externe et forment au-dessus de celle-ci un édifice compliqué qui se rattache à la base des replis de la périspore. L'exospore interne est séparée de la cellule microsporale par une couche granulo-fibrillaire (flèche) peu épaisse dans cette région. x15.000.


1
P
Ee
Ei
EN
Cy
1
1
Ei
Fa
Ee
No
2
Ee
Ei
No
0.5
3
P
1
Ee
Ei
Fa
4
P
1
Ee
Ei
5

Autorisation de soutenance
accordée le 29 novembre 1972

Le Président de l'Université
Paul Sabatier de Toulouse

L. LARENG

Laboratoire de Biologie Végétale
C. E. A. R. N.
Université Paul Sabatier